Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an Chenopodium capitatum und Chenopodium foliosum sowie weiteren Chenopodiaceae

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
des
Fachbereichs Biologie (FB 23)
der Freien Universität Berlin

Vorgelegt von
Madjit Ismail Hakki
aus Zypern

1971

1. Referent: Professor Dr. sci. nat. Theo Eckardt

2. Referent: Professor Dr. rer. nat. Charlotte Thielke

Tag der letzten mündlichen Prüfung: 29. Dezember 1971

Bot. Jahrb. Syst.	92	2/3	178—330	Stuttgart, 30. Oktober 1972

Aus dem Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie
der Freien Universität Berlin

Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an Chenopodium capitatum und Chenopodium foliosum sowie weiteren Chenopodiaceae

Von

Madjit Ismail Hakki

Mit 400 Abbildungen, 2 Figuren und 3 Tabellen im Text

Inhaltsübersicht

A. Einleitung 179
Material und Methode 183

B. Morphologie und Anatomie 185
I. Die Infloreszenz von *Chenopodium capitatum* 185
1. Vorbemerkungen zu den Blütenständen der Chenopodiaceae . . 185
2. Der Blütenstand von *Chenopodium capitatum* 187
3. Aufbau der Knäuel 189
4. Die Übergangsbildungen 191
II. Die Blüten von *Chenopodium capitatum* 194
1. Allgemeines zu den Blütendiagrammen von *Chenopodium capitatum* und *Chenopodium foliosum* 194
2. Die Endblüte 195
3. Die Blütendiagramme 198
a) Diagramme der Endblüten 198
b) Diagramme der Mittelblüte 204
c) Diagramme der übrigen Blüten des Knäuels 204
4. Zur Leitbündelversorgung der Gipfelblüte (7 Beispiele) 204
III. Infloreszenz und Blüten von *Chenopodium foliosum* 209
1. Der Blütenstand 209
2. Die Endblüte 211
3. Aufbau der Knäuel 212
4. Die Blütendiagramme 213
IV. Das Gynoeceum 214
1. Allgemeine Vorbemerkungen 214
2. Zur Blütenentwicklung 216
3. Zur Placentation 218
V. Die Trichome 224

---

* D 188.

UNIV. LEIDEN BIBL.

C. Embryologie 224
I. Die Embryologie von *Chenopodium capitatum* 224
1. Entwicklung und Bau des Mikrosporangiums, der Mikrospore und des männlichen Gametophyten 224
2. Entwicklung und Bau der Samenanlage, der Makrosporen und des weiblichen Gametophyten 228
a) Die Entwicklung der Makrosporen 228
b) Die Keimung der Makrospore und der erste Teilungsschritt . . 231
c) Der zweite Teilungsschritt 233
d) Der dritte Teilungsschritt und die Ausdifferenzierung des fertigen Embryosackes 233
e) Der Verschmelzungsvorgang der Polkerne 235
3. Die Bestäubung, die Keimung des Pollenkorns und die doppelte Befruchtung 235
a) Die doppelte Befruchtung 236
b) Die Ausgestaltung der Samenanlage 239
c) Das Schicksal der Antipoden 239
4. Die Weiterentwicklung der Integumente und die Bildung der Samenschale 240
5. Die Bildung des Endosperms 241
6. Die Embryogenese 246
II. Die Embryologie von *Chenopodium foliosum* 252
1. Entwicklung der Anthere und Mikrosporogenese 252
2. Makrosporogenese und Makrogametogenese 254
3. Befruchtung und Polyembryonie 255
4. Die Endospermentwicklung 256
5. Die Embryogenese 258
III. Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Chenopodium capitatum* und *Chenopodium foliosum* 259

D. Zusammenfassung 260
Summary 263

E. Literaturverzeichnis 267
Verwendete Abkürzungen 280

F. Erklärungen zu den Abbildungen 281
Abbildungen 1—400 294

A. Einleitung

Die systematische Stellung der Chenopodiaceae hat im Laufe der Zeit einen grundlegenden Wandel erfahren. Eichler (1878) und Wettstein (1935: 655) führten die Chenopodiaceae vor den Caryophyllaceae auf, Troll (1928 a: 37—43, 1929: 53—55) und Ulbrich (1934: 431) leiteten sie von den Caryophyllaceae ab. Allmählich setzte sich die Auffassung durch, daß die Phytolaccaceae als Wurzelgruppe der Centrospermen angesehen werden müssen (Pax 1889; Hallier 1912; Bitzek 1928: 258, 261; Buxbaum 1951: 4 u. 5, 1961: 8; Friedrich 1956: 222), und heute werden die Chenopodiaceae, u. a. von Eckardt (1964: 79), über *Microtea* und *Lophiocarpus* an die Phytolaccaceae

angeschlossen. Wie bei allen stark abgeleiteten Familien treten uns auch bei den Chenopodiaceae eine Fülle von morphologischen Problemen entgegen, deren endgültige Klärung noch aussteht. So wird das Wesen ihres stark reduzierten und deshalb sehr einfach anmutenden Gynoeceums, was seinen Bau und die Placentation der einzigen Samenanlage anlangt, trotz der grundlegenden Arbeiten namhafter Morphologen wie z. B. Čelakovský (1876) und Velenovský (1910) von anderen Forschern verkannt. Hagerup (1936), Lam (1948 a, 1948 b, 1950) und Pankow (1962), um nur einige zu nennen, fochten die im herkömmlichen Sinne vorgenommene Deutung der Plazentationsverhältnisse zugunsten der Stachyosporie-Vorstellung an. Man vergleiche in diesem Zusammenhang Puri (1952) und Eckardt (1954, 1955, 1957). — Ganz allgemein kann festgestellt werden, daß der Blüten- und Infloreszenzbau der Familie noch manche Frage aufwirft.

Die Entwicklungsgeschichte der äußerst mannigfaltigen Blüten der Chenopodiaceae ist histogenetisch erst bei wenigen Vertretern verfolgt worden. Auch die Leitbündelversorgung der Blütenorgane fand nur selten Beachtung. Ein tieferer Einblick in Blütenbau und Placentationsweise könnte indes sicher zum besseren Verständnis der Blüten dieses Verwandtschaftskreises beitragen und läßt weitere vergleichende Studien der einen oder anderen Art wünschenswert erscheinen. Auch auf die Embryogenese der Chenopodiaceae wurde bisher kaum eingegangen.

Wie sehr es an derartigen Untersuchungen mangelt und wie fragmentarisch unsere Kenntnisse noch sind, lehrt beispielsweise die Taxonomie der Gattung *Dysphania*. Ich verweise diesbezüglich auf Aellen (1930) und Eckardt (1967 a, 1967 b, 1968); dort finden sich auch weitere Literaturangaben.

Nachdem die Abhandlung Eckardts von 1967 (b) endgültig eine enge Verwandtschaft zwischen *Dysphania* und der Sektion *Eublitum* Moq. von *Chenopodium*, besonders zu *Chenopodium foliosum* (Moench) Aschers., erbracht hatte, wurde eine genauere morphologische, anatomische und embryologische Untersuchung der bis dahin wenig studierten Arten *Chenopodium foliosum* und *Chenopodium capitatum* (L.) Aschers. erforderlich. Der vorliegende Beitrag versucht, einige dieser Lücken zu schließen. Gegenstand der Untersuchung sind vor allem die beiden genannten Taxa; darüber hinaus wird auch einiges über andere Arten der Chenopodiaceae mitgeteilt.

Meinen Bemühungen um die jüngsten Entwicklungsstadien der Blüten von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* war leider nicht der erhoffte Erfolg beschieden. Durch das Zusammentreffen mehrerer ungünstiger Umstände war es sehr schwer, richtig orientierte Schnitte zu erhalten bzw. zu erkennen. So zeigte die nähere Beschäftigung mit den diagrammatischen Verhältnissen der Blüten von *Ch. capitatum* an ein und demselben Individuum eine nicht ganz unerwartete Variabilität in der Zahl der Organe (s. auch Ulbrich 1934: 401), was die Beurteilung der Längsschnitte auf Medianität erheblich erschwerte und z. T. sogar unmöglich machte. Insbesondere die Gipfelblüte und die Mittel-

blüten der Partialinfloreszenzen von *Ch. capitatum* sind recht variabel, und doch sind gerade diese Mittelblüten auf Grund ihrer günstigen Stellung die einzigen, von denen einigermaßen leicht mediane Längsschnitte hergestellt werden können. Alle übrigen Blüten des Teilblütenstands stehen wegen ihrer gedrängten Anordnung im Knäuel meist so tordiert, daß kaum mit brauchbaren Schnittresultaten gerechnet werden kann. An Material von *Ch. foliosum* und *Ch. capitatum*, das von Freilandkulturen aus dem Botanischen Garten Berlin-Dahlem stammte, habe ich zudem den Eindruck gewonnen, als würden die jüngsten Entwicklungsstadien sehr schnell durchlaufen. Es wäre gewiß vorteilhafter, die Pflanzen für den genannten Zweck in Zukunft unter kälteren Bedingungen aufzuziehen.

Auf alle diese Tatsachen ist es zurückzuführen, daß die Entwicklungsgeschichte der Blüten in meiner Arbeit nicht so vollständig ausgefallen ist, wie ich es gewünscht hätte. Sie zu vervollständigen und die von mir bisher gesammelten weiteren Chenopodiaceen-Arten aus insgesamt 21 Gattungen näher kennenzulernen, muß künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben. Besonders lohnend scheint mir eine vergleichende Betrachtung der Infloreszenzen der Chenopodiaceae zu sein.

Im ersten Teil meiner Ausführungen wird auf morphologische und anatomische Fragen eingegangen. Bei den Infloreszenzen von *Ch. capitatum*, *Ch. foliosum* und einigen anderen Arten der Gattung *Chenopodium* habe ich stets eine echte Gipfelblüte gefunden; im selben Sinne sprechen sich auch Wydler (1851, 1878), Cohn (1914) und Eckardt (1967 b) aus. Die Angabe Trolls (1964: 177): „So sind durch den Besitz polyteler Synfloreszenzen etwa folgende Familien ausgezeichnet und zwar in ihren sämtlichen Vertretern: Chenopodiaceae ...", beruht wahrscheinlich auf einem Irrtum.

Die häufige Vermehrung der Samenanlagen und Fruchtblätter bei den Blüten von *Ch. capitatum*, das gelegentliche Auftreten von rudimentären Septen im Fruchtknotenboden und die Art und Weise der Leitbündelversorgung des Gynoeceums werfen ein Licht auf die Placentationsverhältnisse und bestätigen die Vermutungen Čelakovskýs (1876). Fertil ist nämlich das vordere Karpell — bei der Gipfelblüte mit dimerem Ovar und einer Samenanlage immer das zuerst angelegte Fruchtblatt —, welches bei verzögerter Anlegung des Ovulums (z. B. im Falle von Fruchtblattvermehrung) eine marginal angeheftete, epitrope und kampylotrope Samenanlage aufweist. Die basale Placentation der gewöhnlichen Blüten ist demnach im Sinne von Puri (1952) durch stärkste Reduktion aus einem ursprünglich coenokarp-synkarpen Gynoeceum mit zentralwinkelständiger Placentation entstanden zu denken; das bedeutet, daß von Achsenbürtigkeit hier keine Rede sein kann. Man vergleiche Unruh (1939), Eckardt (1955—57), Soó (1953—67), Zimmermann (1959, 1965) u. a.

Bei meinen embryologischen Untersuchungen habe ich mich bemüht, die verschiedenen Entwicklungsstadien der Gametophyten, die doppelte Be-

fruchtung sowie die Entwicklung des Endosperms und des Embryos in lückenloser Reihe zu erhalten. Als bemerkenswertes Resultat der Embryogenese seien hier die Epiphysenbildung und die vom Typ abweichende Herkunft der Kotyledonen bei *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* hervorgehoben.

Es wurde auch der Versuch unternommen, bei Embryonen bis zum Zeitpunkt der Ausgliederung der Kotyledonen die Zahl der Zellen eines jeden Stockwerks und damit die Gesamtzellzahl zu ermitteln. Die hierbei auftretenden Schwierigkeiten sind jedem Kenner der Materie geläufig. Die angegebenen Zahlen können so keinen Anspruch auf absolute Richtigkeit erheben; sie werden mit wachsender Größe des Embryos ungenauer. Sehen wir jedoch näher zu, wo Unsicherheiten bestehen. Die Etagen des Suspensors und die angrenzende Hypophyse sind zellarm. Auch die Epiphyse, die Etage 1, weist bei den ältesten Stadien höchstens 40 Zellen auf. In diesen Stockwerken dürfte die Gefahr des Verzählens nicht sehr groß sein. Dagegen sind die Zellzahlen der Etagen m und 1′ bei älteren Entwicklungsstadien schätzungsweise mit einem 4- bis 5%igen Fehler behaftet.

Die Embryolängsschnitte wurden bis zum ca. 120zelligen Stadium soweit möglich auch an Hand von Querschnitten überprüft, wobei weitgehende Übereinstimmung festgestellt werden konnte. Leider sind die Embryonen im späteren Kugelstadium gekrümmt, so daß keine vollständigen Querschnittserien hergestellt werden können.

Durch die schwankende Orientierung der Kotyledonen im Embryosack wird die Beurteilung der Längsschnitte der besonders bedeutsamen Entwicklungsphase, nämlich des Übergangs vom kugeligen, radiär-symmetrischen zum herzförmigen, bilateral-symmetrischen Embryo, erschwert. Bezüglich der sehr interessanten Frage der Determinierung der Kotyledonarebene durch die ersten Meridionalwände in den höchsten Stockwerken — ob hier der orthogonale oder der diagonale Typ vorliegt — läßt sich bei meinen Objekten nichts Sicheres aussagen, da der Embryo wegen der oben erwähnten Unregelmäßigkeiten und infolge der Epiphysenbildung kein günstiges Objekt für die kritische Beurteilung von Fragen dieser Art darstellt. Die Kotyledonen können im Samen jede beliebige Stellung einnehmen; von der Schwerkraft wird ihre Lage nicht beeinflußt.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* werden im Schlußkapitel an Hand der embryogenetischen Ergebnisse bei beiden Arten diskutiert. Bei der Benutzung embryologischer Merkmale in der Taxonomie ist selbstverständlich größte Vorsicht geboten, zumal sich gerade die Embryogenese vielfach als sehr trügerisch erwiesen hat, indem in sonst einheitlichen Familien mehrere verschiedene Embryotypen festgestellt wurden. Das Schicksal der Stockwerke des jungen Embryos soll in manchen Fällen sogar bei ein und derselben Art variieren (Swamy & Padmanabhan 1962). Nach von Guttenberg (1960) wird die Ausbildung der Organe und ihrer Gewebe in keiner Weise vom Teilungsmodus des Proembryos bestimmt, denn

auch anomal-apomiktisch entstandene, ungegliederte Embryonen können schließlich normale Keimpflanzen liefern. Auch den bei den Chenopodiaceae bisweilen sehr auffälligen Suspensorbildungen soll nach SCHNARF (1931) nur geringer systematischer Wert zukommen.

Dieses alles sollte für uns jedoch kein Hinderungsgrund für die Benutzung embryogenetischer Merkmale als zusätzliche Hilfskriterien sein, sofern wir die oben besprochenen Tatsachen im Auge behalten und uns über ihre beschränkte Aussagekraft im klaren sind.

Mit den Untersuchungen zur vorliegenden Arbeit begann ich im Dezember 1966. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. TH. ECKARDT, gilt mein ganz besonderer Dank für sein ständiges Interesse an meinen Studien und seine stete Hilfsbereitschaft in allen Fragen, für die Beschaffung des Materials und nicht zuletzt für die anregenden Vorlesungen und Praktika. Herrn Prof. J. POELT möchte ich ebenfalls für die Einführung in die Arbeitsweise der systematischen Botanik, für mehrere Exkursionen und für die Ausleihe von Chenopodiaceae aus seiner Privatsammlung herzlich danken. Ferner bin ich den Herren Professoren U. HAMANN, J. DAMBOLDT und CH. LEUCKERT für ihre Hilfe in embryologischen, cytologischen, anatomischen und chemischen Fragen und allen anderen Institutsangehörigen, besonders Herrn Dr. MÜLLER-DOBLIES, für ihre Anteilnahme sehr verpflichtet.

Mein Studium seit dem Sommersemester 1962 und ein Teil dieser Arbeit wurden vom Deutschen Akademischen Austauschdienst finanziert, dafür bin ich vor allem der zuständigen Referentin, Frau Dr. SCHEELE-JANSCH, dankbar.

Material und Methode

Das Samenmaterial für diese Arbeit wurde — und dafür möchte ich mich an dieser Stelle bedanken — freundlicherweise von folgenden botanischen Gärten und Institutionen zur Verfügung gestellt (in der Reihenfolge des International Directory of Botanical Gardens II, 1969):

Australien: Adelaide, Botanic Garden, North Terrace. — Belgien: Antwerpen, Hortus Botanicus. — Bruxelles, Jardin Botanique National de Belgique. — Gent, Plantentuin der Rijksuniversiteit. — Liège, Jardin Botanique de l'Université. — Kanada: Edmonton, Dept. of Botany, University of Alberta. — Ottawa, Botanic Garden and Arboretum, Plant Research Institute, Central Experimental Farm. — Vancouver, Botanic Garden, University of British Columbia. — Dänemark: Copenhagen, Botanic Garden of the University of Copenhagen. — Finnland: Helsinki, Botanic Garden, University of Helsinki. — Oulu, Botanic Garden of the University of Oulu. — Frankreich: Besançon, Jardin Botanique de l'Université et de la Ville. — Dijon, Jardin Botanique de la Ville. — Lille, Jardin des Plantes. — Montpellier, Jardin des plantes de l'Université de Montpellier. — Nancy, Jardins Botaniques de la Ville et de l'Université. — Nantes, Jardin Botanique de la Ville. — Paris, Museum National d'Histoire Naturelle, Jardin des Plantes. — Rouen, Jardin Botanique de la Ville de Rouen. — Strasbourg, Jardin Botanique. — Deutschland: Berlin, Institut für Spezielle Botanik und Arboretum der Humboldt-Universität zu Berlin, DDR. — Frankfurt am Main, Botanischer Garten der Johann Wolfgang Goethe-Universität. — Gießen, Botanischer Garten der Universität Gießen. — Göttingen, Botanischer Garten der Universität Göttingen. — Greifswald, Botanischer Garten der Ernst-Moritz-Arndt-Universität, DDR. — Halle/Saale, Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität, DDR. — Jena, Botanischer Garten der Friedrich-Schiller-Universität, DDR. — Karlsruhe, Botanischer

Garten der Techn. Hochschule. — Leipzig, Botanischer Garten der Karl-Marx-Universität, DDR. — Mainz, Botanischer Garten der Universität Mainz. — Marburg, Botanischer Garten der Philipps-Universität. — Münster, Botanischer Garten der Universität Münster. — Ungarn: Budapest, Botanical Garden of the University. — Vácrátót, Botanical Research Institute of the Hungarian Academy of Sciences. — Israel: Jerusalem, The Botanic Garden of the Hebrew University. — Tel-Aviv, Botanic Garden of Tel-Aviv University. — Italien: Modena, Istituto ed Orto Botanico dell'-Universitá. — Roma, Istituto ed Orto Botanico della Universita. — Siena, Istituto Botanico dell'Universita. — Japan: Kyoto, The Nippon Shinyaku Institute for Botanical Research. — Niederlande: Amsterdam, Hortus Botanicus der Universiteit van Amsterdam. — Leiden, Botanic Garden of the University. — Nijmegen, University of Nijmegen, Botanical Department. — Utrecht, Botanical Museum and Herbarium. — Norwegen: Oslo, Botanical Garden, University of Oslo. — Polen: Warszawa, Ogród Botaniczny Uniwersytetu Warszawskiego. — Portugal: Coimbra, Museu, Laboratório e Jardim Botánico da Faculdade de Ciencias da Universidade de Coimbra. — Lisboa, Jardim Botanico da Faculdade de Ciencias, Universidade de Lisboa. — Porto, Instituto de Botanica „Dr. Goncalo Sampaio". — Rumänien: Cluj, Gradina Botanica a Universitatii din Cluj. — Spanien: Barcelona, Jardin Botánico de Barcelona. — Madrid, Jardin Botanico de Madrid. — Tenerife, Jardin de Aclimatación de la Orotava, Puerto de la Cruz. — Schweden: Lund, The Botanical Garden. — Stockholm, Hortus Botanicus Bergianus. — Uppsala, The Botanical Garden. — Schweiz: Basel, Botanischer Garten der Universität. — USSR: Erevan, Botanical Garden of Armenian Academy of Sciences. — Odessa, Botanical Garden of the Mechnikov State University. — Riga, Botanical Garden of the Latvian Academy of Sciences. — England: Cambridge, University Botanic Garden. — Kew, Royal Botanic Gardens. — London, South London Botanical Institute. — USA: Davis, University of California Arboretum. — Washington, United States National Arboretum. — Uruguay: Montevideo, Jardin Botánico, Facultad de Agronomia. — Jugoslawien: Ljubljana, Botanicni vrt Univerze v. Ljubljani. — Zagreb, Botanicki vrt Prirodoslovnomatematickog fakulteta u Zagrebu.

Das Samengut wurde im Botanischen Garten Berlin-Dahlem kultiviert. So konnten im Laufe von drei Jahren etwa 80 Arten beobachtet werden. Von diesen habe ich in regelmäßigen Abständen Infloreszenzen verschiedenen Alters fixiert und Herbarbelege angelegt. Die meist benutzte Fixierflüssigkeit war CRAF V (Sass 1951: 18); FPA und FAA wurden seltener verwandt. Die Objekte habe ich in einer Äthylalkohol-Reihe nach dem üblichen Verfahren entwässert und über Benzol in Paraplast vom Schmelzpunkt 57° C eingebettet.

Die Mikrotomschnitte wurden mit einem Schlittenmikrotom der Firma R. Jung angefertigt. Besondere Schwierigkeiten entstanden beim Mikrotomieren älterer Samen. Diese wurden daher nach dem Einbetten in Paraplast angeschnitten und 2—3 Tage in warmem Wasser mit einem Zusatz von Pril erweicht. Die Schnittdicke betrug 5—15 μ (5—7 μ für Stadien der Blütenentwicklung, 8—10 μ für die Entwicklung des Embryosacks und des Embryos bis zum kugeligen Stadium, 10—12 μ für Embryonen im Herzstadium und halbreife Samen und schließlich 15 μ für voll ausgereifte Samen).

Gefärbt wurde häufig mit Hämatoxylin nach Heidenhain, Fuchsin und Fastgreen. Diese Dreifachfärbung erwies sich als die beste Kombination für Chenopodiaceae, vor allem, wenn das Verfahren von Maheshwari (1933) an-

gewandt wird. Ferner benutzte ich die Doppelfärbungen Hämatoxylin (Heidenhain) — Fastgreen, Hämatoxylin (Heidenhain) — Erythrosin und Safranin — Fastgreen sowie Hämatoxylin nach Delafield. Die Präparate wurden in Malinol eingeschlossen.

Zusätzlich habe ich junge und alte Infloreszenzteile und Blütenknäuel mit Chlorallactophenol nach Bisalputra (1960) aufgehellt und unter der Lupe studiert.

Die untersuchten Arten und die Anzahl der von jedem Objekt geschnittenen Serien sind aus der folgenden Tabelle zu ersehen:

untersuchte Arten	Schnittserien
Chenopodium capitatum	77
Chenopodium foliosum	127
Chenopodium bonus-henricus	7
Atriplex hortensis	12
Beta vulgaris	3
Beta trigyna	6
Camphorosma monspeliaca	1
Corispermum hyssopifolium	4
Hablitzia tamoides	3
Monolepis trifida	3
Roubieva multifida	10
Salsola soda	3
Senniella spongiosa	4
Spinacia tetrandra	2

Es wurden insgesamt über 2000 Präparate angefertigt. Leider waren mehrere Serien, besonders von *Chenopodium foliosum*, unbrauchbar, da entweder die Embryosäcke degeneriert oder die Embryonen in frühem Stadium (5- bis 6zellig) abortiert waren, so daß die Zahl der tatsächlich ausgewerteten Präparate bei etwa 1600 liegt (*Ch. capitatum* 700, *Ch. foliosum* 600, übrige Arten 300).

Zunächst stand mir ein Leitz SM-, später ein Leitz Laborlux-Mikroskop mit den Objektiven 2.5/0.07, 3.5/0.10, Pl Fl 10/0.30, 45/0.65, Pl 25/0.50, Fl Oel 95/1.32, Oel 100/1.30 zur Verfügung.

Die Zeichnungen habe ich teils mit einem Zeichenprisma 45°, teils mit der Zeicheneinrichtung für Laborlux der Firma Leitz in Bleistift angefertigt und später in Tusche übertragen. Für gewöhnlich wurden Einzelschnitte gezeichnet; in seltenen Fällen habe ich aus zwei benachbarten Schnitten kombiniert.

B. Morphologie und Anatomie

I. Die Infloreszenz von Chenopodium capitatum

1. Vorbemerkungen zu den Blütenständen der Chenopodiaceae

Die Blütenstände von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* stellen einen Übergang zwischen monotelen und polytelen Synfloreszen-

zen dar. Die Familie der Chenopodiaceae ist somit zu den komplexen oder inhomogenen Familien Trolls (1969: 2) zu zählen.

Über die Infloreszenzen der Chenopodiaceae liegt keine umfangreiche Literatur vor, doch schreibt schon Wydler (1878: 326) für *Blitum capitatum* L. (= *Ch. capitatum*): „Stengel durch eine gestielte Gipfelblüthe abgeschlossen, welche dicht neben den 1—2 obersten Knaueln steht, während ich bei *B. virgatum* [= *Ch. foliosum*] keine bemerkte. Sie zeigte mir einen 5mer. die vorausgehende Blattstellung (3/5) fortsetzenden Kelch." Diese Angaben wurden von Cohn (1914: 60) z. T. bestätigt, der auch bei *Ch. foliosum* das Vorkommen einer 5zähligen Endblüte beobachtete. Auch Eckardt (1967 b: 332) berichtet, daß die Gesamtinfloreszenz bei *Ch. foliosum* mit einer endständigen Gipfelblüte abschließt.

Während Eichler (1878: 85, 88) die Verhältnisse bei den den Chenopodiaceae so nahe stehenden Amaranthaceae eindeutig mit den Worten beschreibt: „Die Blüthen der *Amarantaceen* sind durchgehends seitlichen Ursprungs ... Sie beschließen allgemein erst die zweiten oder höhern Axen, Terminalblüthen kommen nicht vor", läßt er uns bei den Chenopodiaceae leider im Stich. Auch Volkens (1893) und Ulbrich (1934) haben zu diesem Punkt nichts Neues beigetragen. Über weitere Arten der Gattung *Chenopodium* und über andere Gattungen der Chenopodiaceae hat sich wiederum Wydler (1851, 1878) geäußert. So hat dieser um die Morphologie sehr verdiente Autor bei *Ch. hybridum, Ch. urbicum, Ch. album, Ch. vulvaria, Ch. quinoa, Ch. polyspermum, Ch. bonus-henricus* und *Ch. glaucum*, ferner bei *Teloxys aristata* und *Spinacia* eine Gipfelblüte beobachtet, keine dagegen bei *Ch. botrys, Ch. foetidum, Ch. ambrosioides, Beta, Hablitzia tamoides* und *Monolepis chenopodioides*.

Bei *Ch. capitatum* habe ich, wie im Kapitel „Die Endblüte" näher ausgeführt wird, stets eine echte Gipfelblüte (E) gefunden. Außerdem zeigen meine Mikrotomschnitte Terminalblüten bei *Ch. bonus-henricus* L. und *Monolepis trifida* (Trev.) Schrad. Die Endblüte von *Ch. bonus-henricus* ist nach dem Bauplan P5 A5 G(2), P5 A5 G(3) oder P6 A6 G(3) gebildet. In Abb. 8/1—3 ist der Querschnitt einer typischen Endblüte in jungem Stadium dargestellt. Er veranschaulicht die üblichen Deckungsverhältnisse im Perigon, entgegen Lundblad (1922: 53), welcher die normale Blüte „ohne deutliche Deckung" gefunden haben will. Abb. 5/1—2 zeigt eine Scheitelblüte von *Monolepis trifida*, für die anscheinend die Blütenformel P2 A2 G(2) gilt. Am Grunde der Blüte fand ich einmal ein sehr kleines, blattartiges Gebilde, das man vielleicht für ein drittes, reduziertes Perigonblatt ansehen könnte (in der Zeichnung gestrichelt angedeutet). Weitere Vertreter der Chenopodiaceae, die für diese Arbeit im Botanischen Garten Berlin-Dahlem kultiviert wurden, und wildwachsende Pflanzen aus der Umgebung Berlins untersuchte ich mit einer Stereolupe. Eine Endblüte fand ich bei *Ch. hybridum* L. (P5 A5 G(2) u. P5 A4 G(2), s. Abb. 1, 2), *Ch. ficifolium* Sm. (P5 A5 G(2), s. Abb. 3), *Ch. opulifolium* Schrader (P5 A5 G(2)), *Ch. album* L. (P5 A5 G(2), P6 A6 G(2) u. P7 A7 G(2), s.

Abb. 4), *Ch. glaucum* L. (P5 A5 G(2)) und *Ch. urbicum* L. (P7 A8 G(2) u. P8 A9 G(2), wobei in beiden Fällen — ähnlich wie bei *Ch. capitatum* — jeweils ein Tepalum bis zur Hälfte gespalten war, so daß im Grunde genommen Übergänge von 7- zu 8- bzw. von 8- zu 9zähligen Blüten vorlagen). Bei *Ch. aristatum* L. (= *Teloxys aristata* Moq.) und *Ch. vulvaria* L. besaßen die Bereicherungstriebe Endblüten (E^1); bei den wenigen *Spinacia*-Pflanzen, die mir zur Verfügung standen, war die Gipfelregion ohne Ausnahme verkümmert. Die Situation bei *Ch. foetidum* Schrader, *Ch. botrys* L. und sich ähnlich verhaltenden Arten, deren Vegetationspunkt längere Zeit hindurch fortwächst, ist mit einer Lupe schwer zu beurteilen. Hier muß die Mikrotomtechnik unbedingt Anwendung finden. Meine diesbezüglichen Untersuchungen sind noch im Gange.

2. Der Blütenstand von Chenopodium capitatum

Dieser ist nach Art einer monotel-thyrsischen Synfloreszenz gebaut, mit disperser Blattstellung an der Hauptachse und ihren Verzweigungen. Die cymosen Partialinfloreszenzen, die Knäuel oder Köpfchen, stellen in hohem Grade gestauchte, häufig auf ihre Tragblätter rekauleszent verlagerte und vermutlich in Wickeln auslaufende Dichasien dar. Für die genauere Beschreibung der Infloreszenzen verwende ich die von Troll (1950—69) geschaffene Terminologie, worauf hier hingewiesen sei (s. Weberling 1961, 1965). Nach Troll (1964: 65—66) soll in der Familie der Chenopodiaceae durchweg thyrsischer Infloreszenzbau herrschen. Die Infloreszenz von *Ch. capitatum* stellt, genau genommen, in seiner neuesten Terminologie einen disjunkt-heterokladischen Pleiothyrsus — es handelt sich um einen 3- bis 4fachen Thyrsus — des geschlossenen Typus dar. Sie gehört also jenen interessanten Infloreszenzformen an, die nach Troll einen Übergang zu den polytelen Synfloreszenzen bilden. Troll (1963: 121) hat dieses Verhalten mit folgenden Worten treffend geschildert: „Instruktiv ist besonders das Verhalten monotel-thyrsoider[1] Synfloreszenzen. In ihrer Bereicherungszone findet teilweise eine Differenzierung in zwei Abschnitte statt: eine distale Region mit gleichartigen Parakladien von monadischer oder cymoser Beschaffenheit, der sich abwärts unvermittelt eine Region mit verlängerten Parakladien anschließt. An diesen wiederholt sich die Gestaltung des distalen Abschnittes, zumal sie ebenfalls in einer Terminalblüte enden können. Hr. Troll spricht in solchen Fällen von heterokladischer Ausbildung des Thyrsus, wegen des Fehlens vermittelnder Parakladien speziell von *disjunkt-heterokladischen Thyrsen* . . . Verbindet sich nun mit dieser Modifikation am Synfloreszenzscheitel und an den Parakladien jener Vorgang, den wir oben den Ablast der Terminalblüte bzw. das Rudimentieren der Spitzenregion genannt haben, so resultiert ein dem polyteler Synfloreszenzen gleichender Bau. Denn am Hauptsproß wie an den Parakladien der proximalen Region hat der distale Abschnitt mit seinen

[1] „thyrsoid" bei Troll 1968 (Anm. p. 1) durch „thyrsisch" ersetzt.

auf Monaden oder Cymen reduzierten Parakladien den Charakter einer Floreszenz (Haupt- bzw. Cofloreszenz) angenommen."

Anschließend werden von Troll zahlreiche Familien angeführt, die dieses Verhalten zeigen sollen. Die Chenopodiaceae sind jedoch weder darunter zu finden, noch werden sie in Trolls neuestem Werk (1969) besprochen. Wie im Vorwort der vorliegenden Abhandlung schon bemerkt wurde, hatte dieser Autor sämtliche Vertreter der Familie für polytel erklärt und eine Gliederung für die Synfloreszenzen von *Ch. album* und *Ch. botrys* nach Art polyteler Pflanzen gegeben (Troll 1964: 177 u. 343 f.).

Arten mit polytelen Synfloreszenzen oder — im Falle des Fehlens einer Endblüte — zumindest monotelen Rumpfsynfloreszenzen scheinen in der Familie zu existieren (s. oben die Angaben Wydlers). Ähnlich wie Troll verfuhr Barocka (1959 b: 243) bei ihrer Gliederung der Synfloreszenz der Zucker- und Futterrübe, die den Eindruck erweckt, als läge bei diesen eine polytele Synfloreszenz vor. Barocka berichtet in ihrer Untersuchung leider nicht über das Fehlen oder Vorhandensein von Endblüten, das einzige Merkmal, wonach polytele bzw. monotele Synfloreszenzen mit Sicherheit unterschieden werden (vgl. auch Troll, 1962: 17). Meine eigenen, allerdings wenig zahlreichen Mikrotomschnitte der Gipfelregion von *Beta vulgaris* und *Beta trigyna* zeigen einen offenen Vegetationspunkt, was für die Richtigkeit der Deutung von Barocka spricht. Ähnlich scheint es um *Corispermum* bestellt zu sein, doch stützen sich meine Untersuchungen in dieser Richtung nur auf wenige Stichproben, so daß ich mir hierüber keine endgültigen Aussagen erlauben kann.

Doch kehren wir nach diesem Exkurs zu der monotelen Synfloreszenz von *Ch. capitatum* zurück. Ihre Bereicherungszone gliedert sich gemäß der obigen Beschreibung Trolls für die disjunkt-heterokladischen Thyrsen in eine homöokladische Region, der abrupt eine Region von Spezialthyrsen folgt (vgl. dazu Troll 1969: 5 f.). Dieser homöokladische distale Abschnitt besteht je nach Stärke der vorliegenden Pflanze aus 5 bis 18 gleichartigen Parakladien (Pc). Es sind dies die der Region gewöhnlich ein „ähriges" Gepräge verleihenden Knäuel, die bis zu 500 und mehr Blüten umfassen können. Die an die homöokladische Region anschließende proximale Zone trägt 3 bis 5 gegenüber den Knäueln (Pc^1) des vorigen Abschnittes sehr verlängerte Bereicherungstriebe (Pc^1), nämlich die Spezialthyrsen (Thyrsen 2. Ordnung), die sämtlich durch eine Terminalblüte (E^1) begrenzt werden und in den Achseln von langgestielten Laubblättern sitzen. Sie wiederholen, sofern sie kräftig gebaut sind, den thyrsischen Aufbau der Hauptachse, indem sie ebenfalls aus einer homöokladischen Region mit 3 bis 12 Knäueln bestehen, an die ein proximaler Bereich mit Thyrsen 3. Ordnung (Pc^2) anschließt. Diese letzteren können ihrerseits nun wieder Thyrsen 4. Ordnung (Pc^3) tragen (s. Abb. 24).

Untersucht man die Pflanze auf ihre Beblätterung, so stellt man fest, daß die Größe der Blätter von unten nach oben ständig abnimmt; wir haben eine frondobrakteose Infloreszenz vor uns. Die Spreiten-Stiel-Relation

wird zugunsten der Spreiten verschoben, so daß auch die ansehnlichen, laubigen Tragblätter der unteren Knäuel der homöokladischen Region Hochblätter darstellen (vgl. auch Troll 1950). Die unmittelbar unter der Endblüte (E) sitzenden 4 bis 5 Knäuel haben im allgemeinen sehr kleine, ca. 1—2 mm große Brakteen von laminaler Natur, die weitgehend den Perianthblättern der Blüten ähneln und wie diese zur Reifezeit der Pflanze eine schöne rote Farbe annehmen. Deshalb können sie leicht übersehen werden (vgl. z. B. Aellen 1960: 605). Die Brakteen sind besonders an jungen Infloreszenzen durch Mikrotomschnitte leicht nachzuweisen; allerdings können in seltenen Fällen einige, vor allem die der letzten 2 bis 3 Knäuel, verlorengehen. Im Kapitel „Aufbau der Knäuel" wird die Erklärung hierfür gegeben.

Die beiden geschilderten Abschnitte der Bereicherungszone setzen sich meist gut voneinander ab. Ein Übergang von einer Region in die andere ist hier gewöhnlich nicht zu entdecken; ja, selten wird sogar ein Segregationsinternodium gebildet, das den Endthyrsus vom Abschnitt der Spezialthyrsen ± stark abhebt. Somit resultiert, ähnlich wie bei den Polytelen, eine „Endfloreszenz", allerdings eine geschlossene, die Troll früher Pseudofloreszenz nannte (s. Weberling 1961: 255). *Ch. foliosum* macht einen weiteren Schritt in die Richtung polyteler Pflanzen. Bei dieser Art schlägt die Endblüte häufig fehl, sie ist jedoch in solchen Fällen immer als Rudiment nachweisbar. Die Endblüten seiner Bereicherungstriebe sind dagegen stets vorhanden, deshalb treten uns die Blütenstände von *Ch. foliosum* einmal als monotele Synfloreszenzen und ein andermal als monotele Rumpfsynfloreszenzen entgegen. Auf diesen Punkt werden wir bei der Schilderung dieser Pflanze noch zurückkommen.

Nach Troll (1964: 191 f.) sind alle Parakladien unterhalb der Endblüte einer monotelen Synfloreszenz serial-homologe Gebilde, demnach dürften wir in unserem Falle zwischen den cymosen Knäueln (Pc^1) und den langen, stark verzweigten, ährigen Spezialthyrsen (Pc^1) Übergangsformen erwarten. Untersucht man viele Exemplare von *Ch. capitatum*, so stößt man tatsächlich — zuweilen bei kräftiger entwickelten, zuweilen auch bei normal ausgebildeten Pflanzen — auf Übergänge zwischen den Parakladien der beiden Abschnitte der Bereicherungszone. Solche Übergangsgebilde sind in den Abbildungen 12, 16, 11, 14 und 15 zu sehen. Bevor wir aber auf diese näher eingehen und die Ableitung der Knäuel von den Spezialthyrsen verfolgen, sei einiges über die Knäuel vorausgeschickt.

3. Aufbau der Knäuel

Das Knäuel stellt einen stark zusammengedrängten, überaus reichblütigen cymosen Teilblütenstand dar und besitzt eine ± langgestielte, zwittrige Mittelblüte (Primane, E^1 in der homöokladischen Region), die zuerst angelegt wird und der rasch zwei Sekundanen (E^2), vier Tertianen (E^3) usw. nach Art normaler Dichasien folgen. Sämtliche Blüten außer der Primanen entbehren

der Tragblätter und sind der Anlage nach Zwitterblüten (vgl. die Diagramme). Der dichasiale Bau des Blütenknäuels kommt in dessen äußerer Gestalt sehr gut zum Ausdruck. Ein wohlgebildetes Köpfchen von *Ch. capitatum* besteht aus zwei symmetrisch gleichen, ± $^3/_4$kugeligen Hälften, zwischen denen die Mittelblüte sitzt (s. Abb. 19). Das Knäuel ist gewöhnlich rekauleszent auf sein Tragblatt verschoben, welches an den obersten Köpfchen, wie bereits erwähnt, ein nur 1—2 mm langes perigonblattartiges Gebilde darstellt, das zwischen den beiden Hälften des Knäuels verborgen bleibt. Die Tragblätter der untersten Knäuel sind dagegen 4—5 cm lange, grüne, assimilierende Hochblätter und nicht so hoch am Knäuel inseriert wie die Brakteen der obersten Köpfchen. *Ch. capitatum* ist somit ein hervorragendes Beispiel für progressive Rekauleszenz (s. Troll 1964: 127 f.). Häufig sind die Blüten im Knäuel gegeneinander verschoben, durch Raumnot wohl auch hin und wieder gedreht. Viele schlagen fehl oder werden von Schädlingen heimgesucht und stark beschädigt. Oft ist die eine Hälfte des Dichasiums armblütig, folglich viel kleiner als die andere (Abb. 18), und in extremen Fällen können sogar außer der Mittelblüte alle anderen Blüten fehlen (s. Abb. 13/1—2). Diese Umstände erschweren die genaue Analyse der Knäuel, die mit einer Lupe allein unmöglich ist. Das Mikrotomieren bringt hingegen andere Probleme mit sich. Hier wird die Übersicht und das räumliche Sehen wegen der großen Anzahl der vorhandenen Blüten bzw. infolge ihrer Anordnung erheblich beeinträchtigt. Die Ausgliederung der Blüten bis zum 6. oder 7. Grad erfolgt rein dichasial, wie an jungen, noch nicht voll entwickelten Teilblütenständen festgestellt werden kann. Erst bei Anlegung der Blüten höheren Grades werden die Äste wickelig und laufen höchstwahrscheinlich in Doppelwickeln aus. Die abaxiale Seite der Knäuel ist gegenüber der adaxialen gefördert.

Knäuel, die vom proximalen Teil des Endthyrsus stammen, sind meist reichblütiger als solche, die unmittelbar unter der Endblüte sitzen. Ein typisches Beispiel möge das erläutern:

Anzahl der Blüten in den Knäueln eines Endthyrsus

Knäuel-Nr.	Anzahl der Blüten	Bemerkungen
1	165	
2	270	
3	291	die Knäuel 1—5 schienen normal ausgebildet zu sein
4	232	
5	438	
6	262	eine Seite des Knäuels 6 war z. T. fehlgeschlagen
7	365	
8	470	die Knäuel 7 und 8 waren normal gebaut
9	272	eine Seite von Knäuel 9 war fehlgeschlagen
10	475	
11	423	die Knäuel 10—12 waren normal ausgebildet
12	301	

Merkwürdig ist in diesem Zusammenhang vor allem das Verhalten mancher Mittelblüten. Sie können nämlich in seltenen Fällen spurlos ausfallen, ein Umstand, der nähere Erläuterung verdient. In Abb. 12 ist ein Knäuel (Pc_{12}) abgebildet, das vom normalen Verhalten in zwei Punkten abweicht: Es ist erstens nicht wie gewöhnlich auf sein Tragblatt verlagert und scheint zweitens durch eine Art von „gabeliger Verzweigung" gleichsam in seine beiden dichasialen Hälften zerlegt zu sein. Seine Mittelblüte fehlt, ohne die geringste Spur eines Rudiments an der erwarteten Stelle zu hinterlassen. Ähnliche Fälle sind von Weberling (1961) für die Valerianaceae beschrieben worden. Zum richtigen Verständnis dieses Verhaltens kommen wir, wenn wir annehmen, daß die Seitensprosse gegenüber dem Vegetationspunkt „ein solches Übergewicht erlangen, daß sie bei ihrer sehr frühzeitigen Anlegung den noch nicht wieder völlig regenerierten Vegetationspunkt zu ihrer Bildung gänzlich in Anspruch nehmen" (nach Weberling 1961: 165. Vgl. ferner p. 253). Es ist vielleicht interessant zu erwähnen, daß ich zwei Pflanzen gefunden habe, deren sämtliche Knäuel des Endthyrsus diese Erscheinung aufwiesen.

Analog kann man sich das gelegentliche Verschwinden der Tragblätter der Knäuel im oberen Bereich des Endthyrsus entstanden denken. Daß diese Annahme nicht zu weit hergeholt ist, führt uns die ausgesprochen progressive Rekauleszenz der Pflanze vor Augen, wobei die Seitensprosse, je weiter sie achsenaufwärts inseriert sind, gegenüber ihren Tragblättern zunehmend früher entstehen müssen, um das besagte Phänomen überhaupt erzeugen zu können. Dieser Vorgang müßte jedoch, wie Weberling betont, genauer untersucht werden.

4. Die Übergangsbildungen

Wenn wir nun zu unseren Übergangsbildungen zwischen den Knäueln und Spezialthyrsen zurückkehren, so werden wir zunächst feststellen, daß ein normales cymoses Köpfchen der homöokladischen Region, wie es oben beschrieben wurde, eigentlich vom Bau her und nach seiner Gestalt zu urteilen ebensogut einen gestauchten, auf seine Endblüte (= Mittelblüte, E^1) und zwei seitliche, dichasial gebaute Köpfchen verarmten Spezialthyrsus darstellen könnte. Die dazu erforderlichen Umstellungen, wie extreme Stauchung und Verlust der Tragblätter der Köpfchen, sind eine allgemein zu beobachtende Erscheinung bei dieser Pflanze und wurden bereits besprochen. Wie sehen nun die Übergangsgebilde aus?

Abb. 17 gibt schematisch eines der am reichsten verzweigten Parakladien aus der unteren Region der Spezialthyrsen wieder. Hier tragen die Vorblätter (α und β) gut entwickelte Thyrsen 3. Ordnung in ihren Achseln. Weiter oben ist der Sproß bis zur Spitze, die mit einer Endblüte (E^1) abschließt, mit Knäueln besetzt. Abb. 12 zeigt uns die Übergangszone einer Pflanze mit 4 Parakladien (Pc_{12} und I bis III), wovon III nach dem oben für Abb. 17 beschriebenen Modus gebaut ist, doch sind die Thyrsen 3. Ordnung im Knospenzu-

stand steckengeblieben. An II und I ist von den besagten Thyrsen keine Spur mehr zu entdecken; außerdem erkennt man bei I, daß die Zahl der Knäuel und Blätter weiter herabgesetzt ist. In Abb. 16 ist das Pc noch stärker verkürzt, es sind aber immer noch 4 Knäuel vorhanden. Das Internodium zwischen den Vorblättern α und β ist weggefallen. In Abb. 11 sind nur noch 3 Knäuel entwickelt, die jedoch keine Tragblätter aufweisen. Die Abb. 14 und 15 zeigen Parakladien, an denen nur 2 Knäuel zur Entwicklung kommen. Bei Abb. 14 ist noch das β-Vorblatt ausgebildet; das α-Knäuel befindet sich indessen dicht am Grunde des Sprosses und besitzt kein Tragblatt. Die 2 Köpfchen in Abb. 15 haben gar keine Tragblätter mehr, und das ganze Gebilde macht den Eindruck von zwei Knäueln, die auf dem Wege sind, sich zu einem zu vereinigen, bzw. von einem einzigen Knäuel, dessen Hälften durch Streckung des sie trennenden Internodiums auseinandergewichen sind. Zu beachten ist hier ferner die Rezession der Mittelblüte (vgl. Troll 1969: 13). Diese Blüte ist vom kräftig entwickelten β-Knäuel beiseite geschoben und übergipfelt worden. Die eben genannte Erscheinung ist besonders in der Gipfelregion von *Ch. foliosum* und *Ch. capitatum*, gelegentlich aber auch bei anderen Arten der Chenopodiaceae zu beobachten. Die über dem soeben beschriebenen Knäuel befindlichen Köpfchen hatten übrigens keine Mittelblüten (E^1), ein Hinweis darauf, wie es zum Verschwinden der Mittelblüte kommt. Schließlich zeigt Abb. 19 ein normal gebautes Knäuel, wie man es in der homöokladischen Region gewöhnlich antrifft.

Wir sehen also, daß die Spezialthyrsen in akropetaler Richtung verarmen und in die dichasial gebauten Knäuel übergehen. Somit bekunden die Knäuel ihre wahre Natur: sie stellen nichts anderes als Hemmungsformen der reicher verzweigten Spezialthyrsen dar. Folglich sind beide Gebilde nach dem Lagekriterium und nach dem Kriterium der Übergangs- oder Zwischenformen homolog (vgl. Eckardt 1964).

Die oben beschriebenen Übergangsbildungen sind zwar selten, beweisen jedoch, daß die Synfloreszenz von *Ch. capitatum* in der Tat ursprünglich ein konjunkt-heterokladischer Thyrsus gewesen sein muß, der infolge der Ausbildung einer Hemmungszone im distalen Abschnitt seine gegenwärtige, ± stark disjunkt-heterokladische Form angenommen hat. Bei Hungerformen verarmt der Blütenstand erheblich; es wird oft nur der Endthyrsus, d. h. die homöokladische Region der Hauptachse, also die Pseudofloreszenz, ausgebildet.

Übergangsbildungen werden für offene Infloreszenzen von Hamann (1958: 75 f.) bei *Veronica*-Arten, von Troll und Heidenhain (1951: 21) bei der Crucifere *Chorispora tenella* und für geschlossene Infloreszenzen von Stauffer (1963: 235) bei *Thesium*-Arten beschrieben, welch letzterer Autor meint: „Sie bedeuten gewissermaßen ein Zurückgreifen auf die ursprüngliche Infloreszenzform der Gattung." Stauffer, der die Existenz monoteler und polyteler Synfloreszenzen leugnet („Nicht zu folgen vermögen wir Troll bei

der betonten Zweiteilung der Synfloreszenzen in monotele und polytele . . . Für uns besteht zwischen einem Thyrsus mit oder ohne Endblüte kein fundamentaler Unterschied . . ." 1963: 243), deutet die von ihm beschriebenen monotelthyrsischen Synfloreszenzen, z. B. bei *Legousia* und *Thesium*, anders als Troll. Er schreibt (1963: 242): „Betrachten wir *Helleborus*, *Legousia* . . . Immer werden wir einen Thyrsus mit Endblüte im Endabschnitt der Achse finden, dessen Partialinfloreszenzen von unten nach oben mit dem Aufblühen beginnen, während die darunter folgenden Seitenorgane, die den Aufbau des Endthyrsus mehr oder weniger vollständig wiederholen, sich in absteigender Folge öffnen. Hier ist eine morphologische Grenze, sowohl bezüglich Verzweigungsmodus wie auch bezüglich Aufblühen, ganz klar zu erkennen." Troll (1964: 230) sieht hierin eine Überbewertung der Effloration (vgl. auch Eichler 1875: 33).

Wie sieht nun der Efflorationsmodus bei *Ch. capitatum* aus, und läßt sich tatsächlich in unserem Beispiel in zweierlei Hinsicht eine morphologische Grenze, wie Stauffer bemerkt, erkennen?

Der Verzweigungsmodus wurde oben abgehandelt. Es läßt sich nicht leugnen, daß der Endthyrsus, besonders in Mikrotomschnitten des jungen Blütenstandes, den Eindruck einer von dem Rest unabhängigen, gesonderten Floreszenz bekräftigt, und das deshalb, weil die Region der Spezialthyrsen gegenüber dem Endthyrsus reicher verzweigt und in der Entfaltung oft weit zurück ist. Was die Effloration anlangt, so ist diese etwas variabel. Allerdings habe ich wenige Exemplare daraufhin angesehen. Die Untersuchungen werden insofern erschwert, als in vielen Fällen alle E^1 des Endthyrsus der Primärachse ± gleichaltrig zu sein scheinen, also kein allzu großer Altersunterschied zwischen den Mittelblüten der Parakladien der homöokladischen Region besteht. Ja, u. U. scheinen viele Blüten innerhalb eines Knäuels, oft sogar fast alle Knäuel des Endthyrsus gleichzeitig zu reifen. Auch die Befruchtung geschieht nahezu synchron. In anderen Fällen wieder ist die Effloration eine recht deutlich basipetale. Die Spezialthyrsen blühen stets, wie erwartet, später als der Endthyrsus und in absteigender Reihenfolge auf. Die Aufblühfolge ihrer homöokladischen Region ist augenfällig basipetal. Wir sehen, daß die Spezialthyrsen auch in dieser Hinsicht den Endthyrsus nachahmen und daß die homöokladische Region eines jeden Pc^1 wie eine gesonderte Einheit, eine „Floreszenz", reagiert. Wir gehen daher nicht fehl, wenn wir annehmen, daß hier grundsätzlich eine basipetale Aufblühfolge vorliegt, wie es dem Typus der monotelen Synfloreszenzen zukommt (vgl. die Äußerungen von Wahl, 1954: 8).

Folgendes Beispiel mag indes einen vom Typus etwas abweichenden Efflorationsmodus erläutern (s. hierzu das Schema in Abb. 20):

Die Endblüte E blüht zuerst auf (1). Ihre Samenanlage enthält einen 8kernigen Embryosack, dessen Polkerne noch nicht verschmolzen sind. Die Antheren haben älteren 2kernigen Pollen. Als nächste öffnet sich die Mittelblüte E^1 des untersten Knäuels Pc_{16} (2). Ihre Samenanlage enthält ebenfalls einen 8kernigen Embryosack, der allerdings etwas jünger ist als der der E. Die

Pollenkörner sind 1kernig, stehen jedoch sehr kurz vor der Teilung zum 2kernigen Stadium. Im Aufblühen folgen nun die E^1 einiger Knäuel etwa in der Mitte des Endthyrsus (3); sie alle weisen junge 8kernige Embryosäcke und junge 1kernige Pollenkörner auf. Das unmittelbar unter der E sitzende Knäuel Pc_1 zeigt eine E^1 mit 2kernigem Embryosack und sehr junge 1kernige Pollenkörner. Die E^1 des Pc_{15} ist mit einem sich teilenden, 1kernigen Embryosack und sehr jungen 1kernigen Pollenkörnern versehen. Die E^1 der übrigen Knäuel zwischen (3) und Pc_1 bzw. (3) und PC_{15} haben 4—2kernige Embryosäcke.

Die Endblüte E^1 des ersten Parakladiums (I) in der Region der Spezialthyrsen zeichnet sich durch eine Samenanlage mit Makrosporenmutterzelle und durch Pollenmutterzellen in den Antheren aus, woraus sehr deutlich hervorgeht, daß der Sprung zwischen beiden Regionen recht groß ist.

II. Die Blüten von Chenopodium capitatum

1. Allgemeines zu den Blütendiagrammen von Chenopodium capitatum und Chenopodium foliosum

Die Blütendiagramme sind so verschiedenartig, daß ich, um den Rahmen dieser Abhandlung nicht zu sprengen, genötigt bin, bei meiner Schilderung von Vollständigkeit abzusehen, und nur die meist beobachteten Varianten nennen kann. Dabei wird *Ch. capitatum* als das besser untersuchte Objekt im Vordergrund stehen.

Fließende Übergänge innerhalb größter Schwankungsbreite, d. h. zwischen den ärmsten und reichsten Blüten, sind an jeder Pflanze nachweisbar, und wenn wir bei beiden Arten rein zahlenmäßig am häufigsten die Blütenvariante P3 A1 G(2) feststellen, so bedeutet das noch längst nicht, daß diese ihrem Wesen tatsächlich gerecht wird. Allem Anschein nach kommen den Blüten typisch sicher höhere Organzahlen zu; die vorherrschende Meiomerie ist daher nur als Folge eines Defizits in der Nahrungsbilanz aufzufassen, was bei Annuellen mit solch ungeheurer Blütenzahl wahrscheinlich ist. Darauf ist es auch zurückzuführen, daß viele der angelegten Blüten, insbesondere bei *Ch. capitatum*, nachträglich zugrunde gehen.

Die Perigonblätter sind bei beiden Arten im unteren Bereich der Blüte bis zu $^1/_3$ ihrer Höhe miteinander verwachsen (vgl. Aellen 1960: 604). Dieses wird in den Blütendiagrammen der Übersichtlichkeit halber nicht berücksichtigt.

Die Gipfelblüte von *Ch. capitatum* weist häufig Pleiomerie auf, die durch seriale Spaltung, vor allem von P_3 und A_3, verursacht wird. Ähnliche Verhältnisse habe ich des öfteren bei *Celosia* (Amaranthaceae) beobachtet, bei der das Dédoublement in Mikrotomschnitten durch den Blütenboden besonders schön nachgewiesen werden kann. Auch manche Polygonaceae verhalten sich nach Lundblad (1922) und Laubengayer (1937) in dieser Weise. Bei *Celosia* und *Chenopodium* (Vorblätter typisch vorhanden) fallen die erwähnten dédoublierten Organe über das β-Vorblatt, das nach Eichler in der Regel sowohl bei den Amaranthaceae wie auch bei den Chenopodiaceae gefördert sein soll.

Die bei den Centrospermen ursprünglich vor den „Primärstaubblättern" auftretenden paarigen Nektarien (vgl. u. a. Porsch 1914: 584; Brown 1938, Fig. 30, 31, 33; Rauh & Schölch 1965: 142; Eckardt 1967 a: 25) fehlen bei unseren beiden Arten, sind aber bei anderen Chenopodiaceae vorhanden (s. Ulbrich 1934: 402).

2. Die Endblüte

Wie schon berichtet, habe ich bei *Ch. capitatum* stets eine gut entwickelte, zwittrige Endblüte gefunden, die einen normalen Anschluß an die vorausgehende $^2/_5$-Blattstellung aufweist. Die zerstreute Beblätterung der Pflanze wird also bis hinein in die Blüte, ja sogar bis zur höchsten Formation, dem Gynoeceum, fortgesetzt, wie dies z. B. das Diagramm der Gipfelblüte in Abb. 40 zeigt. Die Blüte ist meist p e n t a m e r und hat wie bei anderen Arten der Gattung *Chenopodium* die Tendenz, durchweg nach der $^2/_5$-Schraube gebildete Organe zu erzeugen[2] — ein Verhalten, das die Superposition der Stamina, d. h. die scheinbare Durchbrechung der Hofmeisterschen Regel der Alternanz, erklären könnte, wie schon Eichler (1875: 16) für die Terminalblüte von *Berberis vulgaris* und die Monochlamydeae angenommen hat (vgl. jedoch Goebel, 1911). Die E p i t e p a l i e, die im Laufe der Reduktion und Kondensation der Blüten entstanden sein muß, erlaubt die Entwicklung einer weitgehenden Zygomorphie durch Förderung oder Minderung bzw. Ausfall ganzer Sektoren der Blüten. Letzterer Vorgang ermöglicht die Bildung komprimierterer Blütenstände, die auf gleichem Raum zahlreicheren Blüten Platz bieten. Schon die Endblüte verrät uns, daß ihre „Vorderseite"[3] (die Seite mit P_1) gegenüber der „Hinterseite" (der Seite mit P_2) gefördert sein muß, denn nur das „vordere" Karpell pflegt fertil zu sein. Alle Seitenblüten — ein Teil der E^1 ausgenommen — zeigen diese Förderung in noch stärkerem Maße, da bei ihnen die adaxiale Seite stark unterdrückt wird, bei der überwiegenden Mehrzahl der Blüten des Knäuels sogar „ausfällt". Den Extremfall einer solchen Reduktion finden wir in der Gattung *Monolepis*.

Die Endblüte ist bei kräftigen Pflanzen gewöhnlich ± lang gestielt und liegt meist verborgen (Fig. 1), nach einer Seite nickend zwischen den zwei sie übergipfelnden ersten Knäueln — vorwiegend Pc_1 und Pc_2 —, wodurch sie vielfach zusammengedrückt wird und im Querschnitt länglich-oval wirkt (s. Abb. 90, 114/49, 115/63, 118/88). Bei schwächeren Pflanzen kommt die Gipfelblüte, die nun ± aufrecht sitzt, besser zum Vorschein, da bei diesen die ersten Knäuel zur Reduktion neigen. Sie scheint dann besonders kräftig ausgebildet zu sein und weist des öfteren ein 6- bis 7zähliges Perigon und 3 Fruchtblätter, gelegentlich auch 2 Fruchtblattkreise und mehr als eine Samenanlage auf. Diese Samenanlagen entwickeln jedoch nicht immer fertile Embryosäcke, wodurch der

[2] Diese Neigung wird allerdings durch den auf Nahrungsmangel beruhenden Ausfall von Blütengliedern vielfach maskiert.

[3] Vgl. die Erklärung auf S. 199.

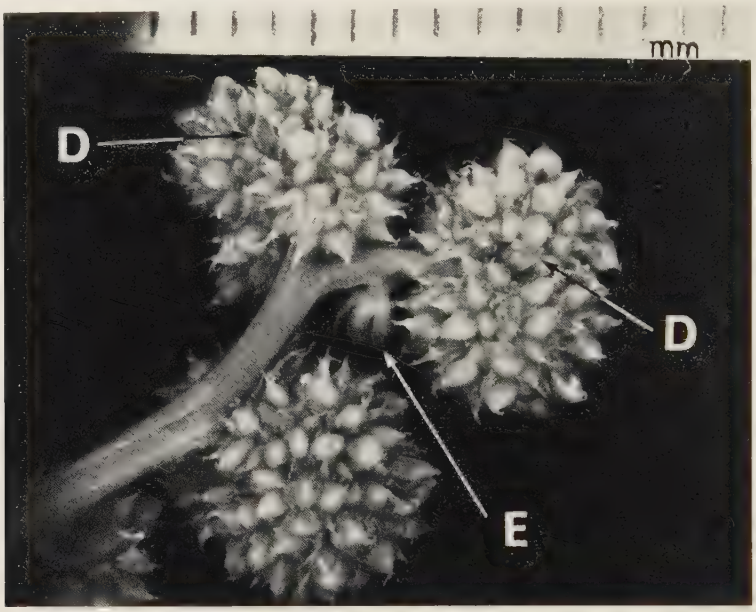


Fig. 1. *Chenopodium capitum.*

Spitze des Endthyrsus einer fast fruchtenden Pflanze. Die Endblüte (E) zwischen den ersten beiden Knäueln und die Tragblätter (D) der letzteren gut erkennbar. Die Haltung der Endblüte ist unnatürlich. Für gewöhnlich sitzt die Blüte aufrecht zwischen den obersten Knäueln und bleibt dadurch verborgen. Um sie sichtbar zu machen, wurde die Pflanze zum Welken gebracht und die Endblüte dann nach unten gedreht.

Fruchtknoten u. U. ganz abortiert und die Blüte frühzeitig in ihrer Weiterentwicklung gehemmt werden kann. Das wiederum erweckt bei flüchtiger Betrachtung den Anschein, als läge hier eine schwache Blüte vor.

Unmittelbar unter der Gipfelblüte schwacher Pflanzen kann man zuweilen ein steriles Zwischenblatt antreffen. Troll wertet diese Erscheinung als Zeichen für das Schwächerwerden des Vegetationspunktes; nach Weberling 1963 p. (112). Das Zwischenblatt kann auch in den Perigonblattkreis der Endblüte einbezogen werden (Abb. 9), damit findet die Überzahl der Perigonblätter zum Teil eine Erklärung. Zwischenblätter gleichen in Größe, Nervatur, Farbe und Beschaffenheit den Perigonblättern. In seltenen Fällen kann man in ihrer Achsel kleine, dichasial angeordnete Blütenaggregate mit 1—6 Blüten antreffen, wodurch offenbar wird, daß es sich hier um die ersten, freilich sehr geschwächten Knäuel des Endthyrsus samt ihren Tragblättern handelt (Abb. 6, 7, 10). Somit gelangen wir zu der wichtigen Erkenntnis, daß bei kräftigen Pflanzen die letzten Knäuel gegenüber der Endblüte gefördert werden und umgekehrt bei Hungerpflanzen die Gipfelblüte gegenüber den besagten unter ihr inserierten Knäueln besser ernährt wird.

Das anfänglich grüne Perigon der Endblüte und aller anderen Blüten, ja sogar die Staubblätter, das Ovar, die Blütenstiele und die Infloreszenzachse (im oberen Bereich) werden zur Reifezeit durch Anreicherung von wohl bei der Mehrzahl der Centrospermen nachweisbaren Betalainen (vgl. Hegnauer 1964: 409 f.) corollinisch gefärbt. Darin unterscheiden sich *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* von den übrigen Chenopodiaceae, die mit Ausnahme von wenigen Arten ein unscheinbares, grünes Perigon besitzen. Saunders (1933) diskutiert die Gründe der petaloiden Färbung bei den Monochlamydeae, darunter auch bei den Chenopodiaceae, wobei sie zu sehr interessanten Ergebnissen kommt. Der interessierte Leser mag hierüber an Ort und Stelle nachlesen. Übrigens haben die schönen, roten Fruchtstände (Knäuel) unseren Pflanzen früher den Gattungsnamen „*Morocarpus*" Scop. = Maulbeerfrucht (nach Wittstein 1852) eingetragen. Heute sind *Ch. foliosum* und *Ch. capitatum* unter dem deutschen Namen „Erdbeerspinat" bekannt, z. B. bei Warburg (1913) und Aellen (1960). Besonders *Ch. foliosum* trägt diesen Namen zu Recht, da die Knäuel nicht nur in ihrer Gestalt an die Gartenerdbeere erinnern, sondern dieser auch in der Farbe ziemlich genau entsprechen. *Ch. foliosum* weist nämlich die Farbe Geumrot 7,5L auf (s. Pflanzenfarbenatlas von Biesalski, 1957), und nach Biesalski sollen gut ausgereifte Exemplare von Erdbeeren das sehr ähnliche Farbzeichen 7,5R (ebenfalls Geumrot) besitzen. Die Perigonfarbe bei *Ch. capitatum* weicht davon stärker ab und entspricht dem Farbzeichen 9R (Leinrot). Außerdem haben seine Knäuel häufig eine etwas andere Gestalt, worüber noch zu berichten sein wird. Die Perigonblätter können entweder saftig oder trocken sein; bei *Ch. capitatum* findet man beides an ein und derselben Pflanze.

Doch kehren wir zur Endblüte zurück. Diese ist im Perigon am häufigsten pentamer, kann aber auch 6-, 7-, 4- oder 9zähligkeit aufweisen. Meine diesbezügliche Untersuchung erstreckt sich auf insgesamt etwa 120 Pflanzen, gezogen aus Samen von verschiedener Herkunft. Eine Population von 80 teils kräftig entwickelten, teils Hungerpflanzen (vom gleichen Herkunftsort) wurde mit einer Stereolupe besonders sorgfältig auf ihre diagrammatischen Verhältnisse untersucht. Die Befunde sind der folgenden Tabelle zu entnehmen:

Gipfelblüte von *Ch. capitatum*

Zähligkeit im Perigon	P4	P5	P6	P7	P9	Blüte verkümmert bzw. von Insekten gefressen
Häufigkeit	3	49	18	6	1	3
Häufigkeit in %	4	64	23	8	1	4

Ehe ich auf die gefundenen Blütendiagramme und ihre Deutung näher eingehe, wären vielleicht einige Worte zur Ontogenie der Gipfelblüte am Platz. Alle meine Mikrotomschnitte der Gipfelregion jung angelegter Infloreszenzen bestätigen die obigen an fertig ausgebildeten Pflanzen gewonnenen Befunde: Die Endblüte des Endthyrsus (E), alle Endblüten der Thyrsen 2. Ordnung (E^1) und die Mittelblüten der Knäuel (E^1) werden wie bei echt monotelen Pflanzen

angelegt. Ich möchte betonen, daß ich während der Entwicklung in der Gipfelregion keinerlei Anzeichen bemerkt habe, die eventuell für die Pseudoterminalität der Gipfelblüte, wie beispielsweise bei *Littorella* (Eckardt 1937—39, Troll 1964), sprechen könnten. Vielmehr sind fast alle Kriterien für eine echt terminale Blüte, die von Troll (1964: 9 f.) angeführt werden, erfüllt.

1. So sind die Gipfelblüten von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* stets polymer. Während die Mehrzahl der gewöhnlichen Blüten Trimerie zeigt, sind sie durch Pleiomerie im Perigon, Androeceum und Gynoeceum ausgezeichnet (s. die Diagramme in Abb. 25—71).

2. Die Gipfelblüte wird früh angelegt — die E^1 der Thyrsen 2. Ordnung verhalten sich fast in allen Einzelheiten wie die E — und entwickelt sich ausgesprochen präkursiv. Ihre Entfaltung erfolgt in der gleichen Weise (vgl. in diesem Zusammenhang auch die Angaben von Wahl, 1954).

3. Bei Hungerformen scheint die Endblüte im allgemeinen besonders kräftig ausgebildet zu sein, allerdings kommt eine Reduktion der Infloreszenz auf die Terminalblüte allein niemals vor. Die kleinsten untersuchten Pflanzen maßen einschließlich der Wurzel etwa 5 cm, wovon 1 cm auf die Infloreszenz fiel, die außer der Gipfelblüte noch 5—6 Knäuel mit insgesamt 100—140 zu einer „Endfloreszenz" (= dem Endthyrsus) vereinigten Blüten besaß.

3. Die Blütendiagramme

a) Diagramme der Endblüten

Da die E^1 der Thyrsen 2. Ordnung die gleichen Verhältnisse wie die Endblüte (E) des Endthyrsus zeigen, werden beide zusammen abgehandelt. Es soll jedoch darauf hingewiesen werden, daß die E^1 viel häufiger mit Zwischenblättern versehen sind. Außerdem sind die Diagramme der E^1 zum Unterschied von denen der E mit ● als Symbol der Achse 1. Ordnung gekennzeichnet. Hier möchte ich noch ein Wort zur Herkunft der Diagramme einfügen. Sie stammen einerseits von Mikrotomschnitten, die für ontogenetische bzw. embryologische Studien angefertigt wurden, und andererseits von den 80 bereits oben erwähnten, mit der Stereolupe untersuchten Pflanzen. Die Mehrzahl der genannten Endblüten wurde zusätzlich, nachdem die diagrammatischen Verhältnisse festgehalten waren, in Paraffin eingebettet und mikrotomiert. Dabei zeigte sich, daß die Zahl der Narben im Gynoeceum entgegen den Angaben von Cohn (1914: 52) nicht immer die Zahl der wirklich vorliegenden Karpelle angibt. — Bei der Lupenarbeit ist die Aestivation, besonders bei Blüten mit höheren Perigonzahlen, nicht leicht zu ermitteln. Die hier abgebildeten Diagramme gehen zum Teil auf Mikrotomschnitte zurück und geben die diagrammatischen Verhältnisse daher naturgetreu wieder. Leider wurden viele interessante Blüten beim Mikrotomieren so schief getroffen, daß eine Analyse unmöglich wurde. Nur in solchen Fällen werden des Interesses halber die zuerst bei der Lupen-

untersuchung gewonnenen Diagramme dargestellt, allerdings mit dem entsprechenden Hinweis.

Folgende Blütendiagramme wurden bei der Endblüte (E) und bei den E^1 der Thyrsen 2. Ordnung beobachtet (hier nur die Blütenformeln angegeben; vgl. Abb. 25—71):

P4: P4 A3 G(2) — Abb. 25, 26; P4 A2 G(2) — Abb. 27; P4 A1 G(2) — Abb. 28

P5: P5 A2 G(2)+(3) — Abb. 29; P5 A4 G(3) — Abb. 30; P5 A3 G(3) — Abb. 31; P5 A4 G(2) — Abb. 32—34; P5 A3 G(2) — Abb. 35—40; P5 A2 G(2) — Abb. 41, 42; P5 A1 G(2) — Abb. 43

P6: P6 A4 G(4) — Abb. 47; P6 A5 G(3) — Abb. 48, 49; P6 A3 G(3) — Abb. 50; P6 A2 G(3) — Abb. 51; P6 A4 G(2) — Abb. 52—58; P6 A3 G(2) — Abb. 59—63; P6 A2 G(2) — Abb. 64

P7: P7 A7 G(5)+(3) — Abb. 66; P7 A5 G(4) — Abb. 65; P7 A4 G(3) — Abb. 67; P7 A3 G(3) — Abb. 68; P7 A5 G(2) — Abb. 70; P7 A4 G(2) — Abb. 71

P9: P9 A8 G(2) — Abb. 69

Die Grundspirale kann bekanntlich entweder linkswendig oder rechtswendig sein, deshalb kommen jedem der oben beobachteten Diagrammtypen zwei Varianten zu. Bei *Ch. capitatum* überwiegt die Rechtsschraube. So waren etwa 84 % der untersuchten Endblüten rechtsläufig, 6 % dagegen linksläufig. Fischer (1957) behandelt das Rechts-Links-Problem bei Zwillingen von *Beta vulgaris*, worauf hier hingewiesen sei.

Die Gipfelblüten mit P5 zeigen im Perigon fast stets die Deckungsverhältnisse, die bei den quinkunzialen Perigonen der Chenopodiaceae üblich sind, d. h. P_1 und P_2 decken die übrigen Perigonblätter, P_3 wird halb gedeckt und P_4 und P_5 werden ganz gedeckt. Bei den pentameren Seitenblüten, die als solche naturgemäß eine Vorder- und eine Hinterseite besitzen, stehen P_1 und P_3 schräg vorn, P_2 hinten in der Mediane der Blüte und P_4 und P_5 seitlich. Von den zwei Fruchtblättern ist das genetisch erstgebildete abaxial, das zweite adaxial inseriert. Da die Gipfelblüte, die ja im Grunde genommen kein Vorn und Hinten besitzt, die gleiche Aestivation im Perigon und die gleiche Entstehungsfolge aller übrigen Organe (in den Diagrammen numeriert) wie eine Seitenblüte (E^1) aufweist, so kann man sie ebenso wie diese orientieren und auch bei ihr von „vorn" und „hinten" sprechen. Dieses ist in Diagramm und Beschreibung geschehen.

Wir erinnern uns, daß die Endblüte mit einer Häufigkeitsrate von etwa 64 % Fünfzähligkeit im Perigon aufwies. In dieser Kategorie mit 5 Tepalen wurden insgesamt, je nach Zahl der gebildeten Stamina und Karpelle, 7 verschiedene Typen von Blütendiagrammen gefunden. Die Variante P5 A3 G(2), rechtswendig, in Abb. 35 illustriert, veranschaulicht den am häufigsten realisierten Bauplan. Bei ihm treffen wir auf eine sehr wichtige Erscheinung, die fast ohne Ausnahme bei allen Blüten der Pflanze immer wiederkehrt, nämlich den Umstand, daß die im dimeren Fruchtknoten gewöhnlich in Einzahl gebildete

Samenanlage bei medianer Stellung der Fruchtblätter mit ihrer Mikropyle nach hinten zeigt. Das bedeutet: die Samenanlage krümmt sich vom vorderen Karpell weg und weist bei Seitenblüten nach der Abstammungsachse hin (vgl. die Angaben Eckardts, 1967 b: 334). Diese bemerkenswerte Tatsache ist schon ein Fingerzeig für eine mögliche Korrelation zwischen der Samenanlage und nur einem der vorhandenen Fruchtblätter.

An dieser Stelle darf ich darauf hinweisen, daß auch die Leitbündelversorgung der Samenanlage im Hinblick auf die Placentation in die Diagramme aufgenommen worden ist. Die in die Gynoeceen eingetragenen Pfeile symbolisieren die Samenanlagen, wobei ihre Spitzen die Richtung angeben, in die jeweils die Mikropyle schaut. Dabei ist die Samenanlage als Zeichen ihrer Zugehörigkeit zu einem Fruchtblatt mit dem Dorsalmedianus des fertilen Karpells verbunden. Näheres folgt bei der Besprechung der Placentation.

Drei Punkte verdienen besondere Aufmerksamkeit, wenn wir die Diagramme der P 5 - S e r i e näher betrachten:

1. Bei manchen Blüten sind nicht alle Perigonblätter gleich stark ausgebildet. So sind z. B. P_4 der E^1 in Abb. 31 und P_3 der Endblüte in Abb. 32 fast bis zum Grunde gespalten, während P_5 in Abb. 37, ein ganz schmales Blättchen, fast den Anschein erweckt, als sei es ein Seitenläppchen von P_2.

2. Obwohl sie genetisch früher entstehen als die übrigen Tepalen, weisen manche Perigonblätter keine epitepalen Stamina auf, während später angelegte ein Staubblatt besitzen; vgl. beispielsweise P_5 in Abb. 36, P_5 in Abb. 42 und P_2 in Abb. 43.

3. In Blüten, die ungewöhnlich gestaltete Perigonblätter zeigen, herrschen meist auch ungewöhnliche Verhältnisse im Gynoeceum. So kommt es z. B. zur Ausbildung eines zusätzlichen, dritten Karpells, wie Abb. 31 verdeutlicht.

Punkt 1 und 3 könnten wir leicht mit der Annahme erklären, daß in bestimmten Sektoren der Blüte eine Tendenz zur S p a l t u n g bzw. zur V e r s c h m e l z u n g der Organe besteht. Lundblad (1922), ein Murbeck-Schüler, der die Diagramme bei den Polygonaceae und Chenopodiaceae an Hand eines sehr reichen Materials studierte, kam tatsächlich zu ähnlichen Ergebnissen. Auch in der klassischen Morphologie ist in diesem Zusammenhang vielfach von Spaltung, Dédoublement (Chorise), die Rede, wie besonders die Abhandlung Čelakovskýs von 1894 vor Augen führt. Das ungewöhnliche Verhalten, das das Androeceum in den Abb. 36, 42 und 43 zeigt (unser Punkt 2), findet — vorausgesetzt, daß die Aestivation tatsächlich die Entstehungsfolge der Perianthglieder widerspiegelt, was sie aber zweifellos tut — meines Erachtens weder bei Annahme von „negativem Dédoublement" (Čelakovský 1894) noch unter Voraussetzung von ungünstigen Ernährungsbedingungen (Goebel 1933) eine befriedigende Erklärung. Die hierfür verantwortlichen Momente wie überhaupt das Problem der Epitepalie des Androeceums müssen in einer speziellen Studie weiterverfolgt werden. An dieser Stelle mag der Leser vielleicht einwenden,

daß die Deckung im Perigon mancher Blüten bei Raunnot durch nachträgliches Tordieren der Tepalen so verändert werden könnte, daß eine derartig anomale Staubblatt-Verteilung vorgetäuscht wird. So wäre es in Abb. 36 und 42 z. B. leicht möglich, durch ein leichtes Verrücken des P_5 nach außen normale Diagrammverhältnisse zu gewinnen. Solch eine Verschiebung ist bei unseren Beispielen jedoch sicherlich auszuschließen; für die Beurteilung der Diagramme wurde die Blattfolge der ganzen Pflanze berücksichtigt.

Eine entsprechend der Blütenformel P5 A5 G(5) in allen Formationen nach der 5zahl gebaute Blüte habe ich nicht gefunden. Bekanntlich haben Eichler (1878) und Payer (1857) als Typus der Blüten bei den Chenopodiaceae diejenigen von *Suaeda* (= *Schoberia*) mit P5 A5 G(2) bzw. P5 A5 G(3) angegeben. Cohn (1914) meinte jedoch, man dürfe auch im Gynoeceum typisch 5zähligkeit annehmen, obwohl sie in der Tat selten vorkommt, und somit „die geringe Fruchtblattzahl, wie sie uns gewöhnlich entgegentritt, als reduziert ansehen" (Cohn 1914: 52).

Bei *Ch. capitatum* könnte man die Meiomerie im Fruchtknoten, ja vielleicht sogar die 5zähligkeit in den übrigen Formationen der Endblüten phylogenetisch durch „negatives Dédoublement" aus ehemals vorhandener Vielzähligkeit herleiten, die uns heute noch — gewissermaßen atavistisch — in polymeren Blüten als „positives Dédoublement" wiederbegegnet. Mehrere Argumente sprechen dafür, daß die „normalen" Endblüten gegenüber den 3zähligen Seitenblüten der Knäuel den ursprünglicheren Zustand repräsentieren; es wird wohl kaum jemand bestreiten, daß die letzteren als die abgeleiteteren aufgefaßt werden müssen. Somit kommen bei der Suche nach dem typischen Diagramm für die Art nur die Endblüten in Betracht. Beim rezenten *Ch. capitatum* spielen bei der Zähligkeit aller Formationen der Blüte sicherlich Ernährungsfaktoren eine große Rolle. Wir erinnern uns, daß polymere Endblüten fast ausschließlich an unterernährten Pflanzen vorkamen, die einen im Verhältnis zu den Partialinfloreszenzen (Knäueln) starken Vegetationspunkt besaßen. Dagegen zeigten normal große Individuen einen Vegetationspunkt, der im Vergleich zu den letzten Köpfchen schwächer entwickelt war und meist eine 5zählige Terminalblüte ausgliederte. — Welche Blüte sollte man nun als Grundbauplan dieser Art gelten lassen, eine 5-, 6-, 7- oder sogar noch höherzählige? Da die Blüten der meisten Vertreter der Chenopodiaceae in der Form P5 A5 G(2) vorliegen, andererseits normal ernährte Pflanzen von *Ch. capitatum* ebenfalls 5zählige Gipfelblüten besitzen, möchte ich die pentamere Blüte als typisch ansprechen. Meiomerie ließe sich dann durch Ausfall bzw. Verschmelzung und Pleiomerie durch Spaltung der Organe 5zähliger Blüten erklären.

Wenn wir nun die Fälle von Pleiomerie, wie sie uns in allen Diagrammen der E und E^1 von *Ch. capitatum* entgegentreten, kritisch betrachten und dem Gynoeceum sowie der Blütenhülle ein besonderes Augenmerk schen-

ken, so können wir die Endblüten mit überzähligen Organen drei Gruppen zuordnen:

1. einer ersten mit Blüten, die scheinbare Pleiomerie zeigen,
2. einer zweiten, deren Blüten echte Pleiomerie aufweisen, und
3. einer dritten mit Blüten, die durch beide Erscheinungen zugleich gekennzeichnet sind.

S c h e i n b a r e Pleiomerie liegt dann vor, wenn die Blüte von außen her bereichert wird. Das geschieht vor allem in der Blütenhülle durch Einbeziehen von leeren Brakteen (Zwischenblättern) in den Kreis der Tepalen. E c h t e Pleiomerie zeichnet sich dagegen dadurch aus, daß die überzähligen Organe der Blüte auf echte Spaltung der Anlagen, u. U. auch auf das Erscheinen n e u e r Anlagen zurückgehen, weil der Blütenboden hier eben breiter geworden ist und mehr Organen Platz bietet. In diesem letzteren Fall beschränkt sich das Dédoublement häufig nicht allein auf das Perianth oder Androeceum, auch das Gynoeceum wird vielfach betroffen. Die Partie des Fruchtknotens, die in den dédoublierten Perigonblattsektor (P_3 oder P_4) fällt, zeigt meistens die Ausbildung eines dritten Fruchtblattes; darauf werde ich bei der Besprechung des Gynoeceums noch zurückkommen. Seltsamerweise wird das Androeceum entgegen den Erwartungen nur selten in diesen Spaltungsprozeß einbezogen. Im allgemeinen wird die Pleiomerie vorwiegend durch Spaltung von P_3 und P_4 und weniger oft durch Spaltung von P_2 oder durch in die Blüte aufgenommene tepaloide Zwischenblätter verursacht. Hier muß ich anmerken, daß in seltenen Fällen auch bei scheinbarer Pleiomerie das Androeceum und sogar das Gynoeceum von außen her bereichert werden können, worauf weiter unten im Zusammenhang mit Pseudanthienbildung noch eingegangen wird.

Wenden wir uns nun den Diagrammen der E und E^1 mit 4-, 6-, 7- und 9zähligem Perigon zu. Das Diagramm der P 4 - G r u p p e in Abb. 28 ist, nach der Deckung der Perigonblätter zu urteilen, durch den Ausfall des median-hinteren P_2 entstanden. Es handelt sich interessanterweise um die E^2 eines recht kurzen Thyrsus 3. Ordnung, und ähnliche Verhältnisse wurden bei kurzen Thyrsen mehrfach beobachtet. Die übrigen beiden Diagramme (Abb. 26 u. 27) stammen von kräftig ausgebildeten Thyrsen 2. Ordnung, die länger und mit mehr Knäueln besetzt waren als der vorige. Hier kann das Diagramm durch den Ausfall von P_5 erklärt werden. Ich möchte in diesem Zusammenhang bemerken, daß ich auf Grund dieser Beobachtungen den Eindruck gewonnen habe, als würden bei Verkürzung (d. h. Hemmung) der Spezialthyrsen die E^1 bzw. E^2 stark dorsiventral, indem die median-adaxiale Partie der Blüte unterdrückt, die abaxiale Seite dagegen gefördert wird. Diese Vermutung muß jedoch noch an viel umfangreicherem Material überprüft werden. Der Umstand, daß die komprimierten Knäuel des Endthyrsus dorsiventrale Mittelblüten (E^1) besitzen und daß sowohl diese Knäuel als auch die Thyrsen 2. Ordnung homologe Gebilde sind, zwischen denen Übergangsformen gefunden werden, womit die

Knäuel also nichts anderes als Hemmungsformen der Thyrsen 2. Ordnung darstellen (s. Infloreszenzen), spricht für die Richtigkeit dieser Anschauung.

Die Diagramme in der P 6-, P 7- und P 9-Serie, deren Deutung durch Numerierung der Organe gegeben wurde, zeigen uns die drei oben aufgeführten Formen von Pleiomerie.

Sehr lehrreich ist der Fall der in Abb. 25 dargestellten E^1, welcher uns die Bereicherung der Endblüte auf besondere Weise darbietet (vgl. hierzu die Mikrotomschnitte der gleichen Blüte in Abb. 10/1—3). Hier ist geringfügig unterhalb der Stelle, wo das P_5 der Gipfelblüte normalerweise zu erwarten wäre, das stark reduzierte Überbleibsel der Mittelblüte des ersten Knäuels, bestehend aus dem vorderen Staubblatt und drei winzigen Perigonblättern, mit seinem Tragblatt inseriert. Sein Staubblatt ist gegenüber den drei Stamina der Endblüte in der Entwicklung weit zurückgeblieben und zeigt Pollenmutterzellen (PMZ) im Leptotän-Stadium, während Staubblatt A_1 PMZ in der RT II und Interkinese, A_2 PMZ während der späteren Diakinese und A_3 PMZ im späteren Pachytän-Stadium aufweisen. Wären nun die drei kleinen Perigonblätter beim Knäuelrudiment verschwunden und fände man die Blüte in noch reiferem Zustande vor, so hätte man zweifellos, nach der Deckung der Perigonblätter zu urteilen, das allein übrigbleibende Tragblatt samt Staubblatt zum P_1 und A_1 der Endblüte ernannt. In dem Fall sprächen nur die verkehrte Richtung, in die die Samenanlage zeigte, und die Lage des fertilen Karpells gegen diese Deutung. Interessanterweise habe ich nun derartige Fälle tatsächlich beobachten können. Ich habe mehrfach deutlich vom Perigonkreis etwas abgerückte, am Blütenstiel inserierte einzelne Staubblätter mit ihren den Perigonblättern völlig identischen Tragblättern gefunden. Leitbündelanatomische Untersuchungen solcher Blüten verleiteten mich anfangs, bevor ich die Verhältnisse richtig durchschaute, zu der Annahme, daß bei der Endblüte mit dimerem Ovar einmal das eine Karpell und ein andermal das andere fertil sein müsse, ein Irrtum, den die neugewonnenen Erkenntnisse erst viel später beseitigen halfen.

Derartige Vorgänge zeigen uns einen der möglichen Wege der Pseudanthienbildung (vgl. auch Cohn 1914: 56 u. Fig. 3); doch ihr Auftreten in der Gipfelregion von *Ch. capitatum* beweist nur, daß das Gleichgewicht zwischen dem Hauptvegetationspunkt und dem darunterliegenden Vegetationspunkt des ersten Knäuels gestört ist. Ob diese Einsicht als Wegweiser zum Verständnis für in der Pflanze liegende Entwicklungstendenzen dienen kann, sei dahingestellt.

Die von einem vielblütigen Teilblütenstand auf die Mittelblüte, dann auf ein Staubblatt mit dem dazugehörigen Tragblatt und schließlich auf ein steriles Zwischenblatt fortschreitende Reduktion des ersten Knäuels unterhalb der Endblüte, ferner — als letzter Schritt — die Einverleibung des besagten Zwischenblattes in den Perigonblattkreis der Gipfelblüte werden durch die Abb. 6, 7, 44, 10, 25, 45, 9 und 46 veranschaulicht.

b) Diagramme der Mittelblüte

Ich habe die Endthyrsen von 25 Pflanzen, etwa 220 Knäuel, auf ihre Mittelblüte (E^1) untersucht. Die bezüglich des Perigons unterschiedenen Diagramm-Typen (Abb. 72—82) wurden mit folgender Häufigkeit angetroffen: P5: 2 %, P4: 17 %, P3: 76 %, P2: 4 %. Bei ca. 1 % der Knäuel war die Mittelblüte ausgefallen (vgl. Infloreszenzen). Die Variante P3 A1 G(2) war mit 71 % die weitaus häufigste (Abb. 78).

Merkwürdig ist das gelegentliche Auftreten von männlichen Blüten als E^1 im ersten Knäuel unterhalb der Endblüte (Abb. 23. Beachte die abaxiale Förderung der Blüte): die gleiche Erscheinung zeigte sich bei den Thyrsen 2. Ordnung (s. Abb. 80 u. 82; vgl. auch Abb. 25). Die wenigen E^1 mit P5 wurden ebenfalls in den obersten beiden Knäueln angetroffen. Alle übrigen Diagramme schienen in den verschiedenen Knäueln des Endthyrsus ± gleich häufig zu sein, doch wären genauere Untersuchungen wünschenswert, um die Sachlage auf breiterer Basis zu prüfen.

c) Diagramme der übrigen Blüten des Knäuels

Diese sind potenziell wie in Abb. 78 gebaut. Realisiert wird das Diagramm meist bis zu Blüten 4. Ordnung. Alle weiteren Blüten sind weiblich (Abb. 84) durch Unterdrückung des einzigen Staubblattes, das fast immer als ein Höckerchen vorhanden ist (s. Abb. 83) und gelegentlich zu einem späteren Zeitpunkt nachträglich zur Entwicklung und Reife gelangen kann. Daneben wurden in seltenen Fällen die in Abb. 85—88 wiedergegebenen Diagramme beobachtet. In dicht gedrängten Knäueln habe ich auch vereinzelt Verschmelzungen zweier benachbarter Blütenanlagen wahrgenommen, die zu Blüten mit zwei seitlich miteinander verwachsenen Fruchtknoten führten (Abb. 89, 88). Ebenso fand ich ab und zu weibliche Blüten mit trimerem Ovar und zwei Samenanlagen, einmal sogar eine weibliche Blüte mit drei Fruchtblättern und drei Samenanlagen unter Blüten 6. oder 7. Ordnung.

Die Diagramme von *Ch. foliosum* werden an anderer Stelle dieser Arbeit behandelt, die der übrigen untersuchten Gattungen der Chenopodiaceae jedoch müssen einer gesonderten Abhandlung vorbehalten bleiben.

4. Zur Leitbündelversorgung der Gipfelblüte

Es bedeuten:

P_1—P_8	Leitbündel der Perigonblätter 1—8
A_1—A_8	Leitbündel der Staubblätter 1—8
C_1—C_3	Leitbündel der Fruchtblätter 1—3
SA_1—SA_3	Leitbündel der Samenanlagen 1—3

Die Staubblätter tragen die gleichen Indizes wie die Perigonblätter, vor denen sie stehen.

Die Abbildungen 115—121 geben s i e b e n B e i s p i e l e für den Leitbündelverlauf bei verschieden starken Gipfelblüten von *Ch. capitatum*. Da

unsere Blüten nur wenige Leitbündel besitzen, liegen die Verhältnisse hier recht einfach und übersichtlich. Aus diesem Grunde scheint mir eine detaillierte Beschreibung überflüssig zu sein. So möchte ich zunächst den allgemeinen Sachverhalt darstellen, wobei das Gynoeceum im Vordergrund meiner Schilderung stehen soll, um dann nur kurz auf die einzelnen Beispiele einzugehen.

Das Tragblatt der Knäuel wird unilakunär dreispurig innerviert (Abb. 334), das Perigonblatt hingegen unilakunär einspurig. Die ursprünglich vorhandenen 3 Leitbündel treten also miteinander vereinigt in das Tepalum ein. Dort trennen sie sich später wieder, u. U. werden allerdings auch nur 2 oder gar nur 1 Bündel angetroffen. Jedes Staubblatt bzw. Fruchtblatt besitzt für gewöhnlich nur einen Nerv, der jedoch auch teilweise oder ganz fehlen kann.

Ein Querschnitt durch den Blütenstiel zeigt einen Ring von Leitbündeln, deren Zahl meist der der zu innervierenden Perigonblätter entspricht. Sie kann indes auch etwas niedriger oder höher liegen. Die Leitbündel der Stamina steigen im allgemeinen mit den Bündeln der Tepalen, vor denen sie inseriert sind, gemeinsam aus dem Blütenboden auf. Auch der einzige Nerv (Dorsalmedianus) eines jeden Karpells wie das für die Samenanlage bestimmte Bündel (Ventralmedianus) verhalten sich so und sind meist mit dem ihnen am nächsten gelegenen Tepalum-Stamen-Komplex vereinigt. Ebensogut können sie aber auch unabhängig von diesem Leitbündel erscheinen, doch fast nie werden Karpell und Samenanlage getrennt versorgt.

Zuerst gliedern sich die Bündel für die Tepalen aus und ziehen nach außen in die Perigonblätter. Ganz entsprechend werden auf etwas höherem Niveau die Leitbündel für die Stamina abgegeben, so daß nur die noch gemeinsamen Stränge für Karpelle und Samenanlagen im Zentrum zurückbleiben. Diese spalten jedoch bald auf und innervieren wie die vorhergehenden Leitbündeläste die Blütenorgane, für die sie bestimmt sind. Die Leitbündelversorgung der einzelnen Perigonblätter bzw. Stamina einer Blüte erfolgt erwartungsgemäß nicht auf dem gleichen Niveau, sondern wird entsprechend der schraubigen Stellung dieser Organe in unterschiedlicher Höhe vorgenommen.

In jede Samenanlage tritt ein kräftiges Bündel ein, das bis zur Chalazaöffnung hinaufzieht. Es kann auf seinem Wege gelegentlich für kurze Strecken in zwei dicht nebeneinanderliegende Äste (Laterales?) aufspalten, die ein Stück weiter oben wieder miteinander verschmelzen. Dieser Ventralmedianus zeigt in dimeren Fruchtknoten mit einer Samenanlage in seinem Verhalten folgende Möglichkeiten:

1. Er entspringt mit dem Dorsalmedianus (C_1) des genetisch zuerst angelegten, vorderen Karpells (und mit dem Leitbündel des ihm am nächsten stehenden Perigonblattes) gemeinsam aus dem axialen Bündelsystem. Der Dorsalmedianus des zweiten Fruchtblattes (C_2) steigt (mit dem in seiner Nähe befindlichen Perigonblatt vereinigt) unabhängig vom erstgenannten Bündelkomplex aus der Stele empor. Beide Bündel haben keinen Kontakt miteinander.

Die Samenanlage weist also engste Beziehung zum vorderen Karpell auf; das spricht dafür, daß hier Karpell 1 fertil ist.

Diese Anordnung wird am häufigsten verwirklicht. Von den für die leitbündelanatomischen Untersuchungen ausgewählten 25 Gipfelblüten verhielten sich 21 (84 %) nach diesem Modus. Er wird durch das Beispiel 5 (Abb. 119) veranschaulicht. Diesem Typ gehört auch Beispiel 6 (Abb. 120) an.

2. Die Verhältnisse sind im Prinzip die gleichen wie oben beschrieben, doch ist das Leitbündel der Samenanlage mit dem Dorsalmedianus des hinteren Karpells (C_2) gekoppelt. Hier wäre demnach Fruchtblatt 2 fertil.

Nach diesem Muster ist Beispiel 7 (Abb. 121) gebaut.

3. Das die Samenanlage versorgende Bündel zieht zusammen mit dem Dorsalmedianus des hinteren Karpells (C_2) als einheitlicher Strang in die Blüte hinein und zeigt weiter oben Anastomosen mit dem Mittelnerv des vorderen Karpells (C_1). — Genausogut kann das Umgekehrte geschehen.

Diese Fälle sind als Varianten des ersten und zweiten Typs anzusehen.

4. Das Leitbündel der Samenanlage tritt als selbständiges Bündel in Erscheinung und weist keinerlei Beziehung zu den Karpellen auf, indem es unabhängig von den Dorsalmediani der Karpelle 1 und 2 (C_1 u. C_2) aus dem zentralen Leitbündelring entspringt.

Dieser Typ ist äußerst selten. Ich habe ihn überhaupt nur einmal vorgefunden, und zwar bei einer schräg getroffenen Gipfelblüte, die genau genommen ein Pseudanthium ähnlich Abb. 10 darstellte.

Blüten mit 3zähligem Gynoeceum folgen im allgemeinen einem dieser Innervierungsmodi. Man vergleiche die Beispiele 3 (Abb. 117) und 4 (Abb. 118), aber auch 1 (Abb. 115) und 2 (Abb. 116). Jede neue Blüte zeigt allerdings wegen des verschieden starken Dédoublements ihrer Glieder geringfügige Variationen dieser 4 Grundtypen. Recht kompliziert sind dagegen die Leitbündelverhältnisse bei jenen Endblüten, die durch zwei Fruchtblattkreise ausgezeichnet sind (Abb. 29, 66). Durch häufiges Anastomosieren der Leitbündel wird bei ihnen der wahre Sachverhalt verwischt. Es ist aber auch hier möglich, die Samenanlage einem der Fruchtblätter zuzuordnen.

Erstes Beispiel (Abb. 115)

Die Blüte ist nach der Formel P7 A4 G(3) gebaut. Die anatomische Untersuchung erwies jedoch, daß im Blütenboden zwei weitere Leitbündel verborgen liegen. Diese könnten für ein in der Entstehung begriffenes Perigonblatt 8 und ein zusätzliches Staubblatt 8 bestimmt sein. Das Ovar besteht aus 3 Karpellen und birgt 3 degenerierende Samenanlagen (Abb. 115/63). Sie alle schauen mit der Mikropyle in das Zentrum des Fruchtknotens.

Im Querschnitt des Blütenstiels sind 7 große und 1 kleines Leitbündel zu erkennen (Abb. 115/1). Von jedem gliedert sich ein Ast aus und zieht in ein Perigonblatt; ein zweiter innerviert etwas weiter oben das auf dem gleichen Radius stehende Staubblatt. So werden die Perigonblätter 1, 2 und 4 mit den ihnen opponierten Staubblättern von je einem gemeinsamen Bündel versorgt

(Abb. 115/29). Die Leitbündel, die zu den Tepalen 3 und 6 sowie zu Tepalum 5 und dem davorstehenden Staubblatt 5 abzweigen, innervieren außerdem je eins der Fruchtblätter mit der dazugehörigen Samenanlage (Abb. 115/37). Ein Bündel (P_7) wird ausschließlich für Perigonblatt 7 verwandt. P_8 zieht in einen Zipfel des Tepalums 3, der vermutlich ein achtes Tepalum darstellt, ein und läßt einen blinden Seitenast, A_8 in Abb. 115/23, im Blütenboden zurück (Bündel für Staubblatt 8 ?).

Die geschilderten Zusammenhänge können wir durch Gegenüberstellung der Leitbündelkomplexe 1—8 kurz wie folgt charakterisieren:

1) P_1+A_1 2) P_2+A_2 3) $P_3+C_1+SA_1$ 4) P_4+A_4 5) $P_5+A_5+C_3+SA_3$ 6) $P_6+C_2+SA_2$ 7) P_7 8) P_8+A_8

Wir sehen, daß jedes Karpell samt der dazugehörigen Samenanlage getrennt versorgt wird. Es scheinen somit alle vorhandenen Karpelle fertil zu sein. Dieses Verhalten könnte man als das ursprünglichste ansehen, aus dem durch den Ausfall von Blütenorganen und das Sterilwerden mancher Karpelle der Normalfall hervorgegangen sein mag.

Zweites Beispiel (Abb. 116)

Für die Endblüte gilt die Formel P6 A5 G(3). Das Pistill ist nur mit 2 Narben ausgestattet, doch läßt die Zahl der Leitbündel auf 3 Fruchtblätter schließen. Im Ovar befindet sich eine einzige Samenanlage. Die Stele des Blütenstiels weist 6 komplexe Leitbündel auf (Abb. 116/1), welche die Organe der Blüte in folgender Weise innervieren:

Das auf dem Radius des Perigonblattes 1 liegende Bündel (P_1A_1) teilt sich und sendet je einen Ast in Tepalum 1 und das davorstehende Staubblatt 1 (Abb. 116/14). Entsprechend werden Perigonblatt 3 und Staubblatt 3 nacheinander von einem sich aufspaltenden Leitbündel (P_3A_3) versorgt (Abb. 116/26). Tepalum 5 beansprucht ein Bündel (P_5) für sich allein. Ein anderer Komplex ($P_6A_6C_1$) bringt 3 Stränge hervor, je einen für Perigonblatt 6, sein Staubblatt und für das erste Karpell (Abb. 116/32). Von einem weiteren Leitbündel ($P_4A_4C_2SA$) werden nacheinander Äste zu Tepalum 4 und Staubblatt 4 abgegeben (Abb. 116/35). Das zurückbleibende Bündel (C_2SA) gabelt sich (Abb. 116/40 u. /44); ein Nerv (C_2) zieht in das Karpell 2, der andere (SA) in die Samenanlage. $P_2A_2C_3$ sendet einen Ast (P_2) in das Tepalum 2 (Abb. 116/26). Etwas höher (Abb. 116/32) zweigt A_2, das für Staubblatt 2 bestimmte Bündel, ab. Zurück bleibt C_3, ein Karpellbündel, das an der Stelle, wo ein drittes Fruchtblatt zu erwarten wäre (vgl. Abb. 116/35, /40, /66), bereits im Boden des Ovars endet (Abb. 116/39). Abschließend seien die 7 Bündelkomplexe im Blütenstiel genannt:

1) P_1+A_1 2) $P_2+A_2+C_3$ 3) P_3+A_3 4) $P_4+A_4+C_2+SA$ 5) P_5 6) $P_6+A_6+C_1$

Die Samenanlage steht in sehr enger Beziehung zu Karpell 2, demnach dürfte in diesem Fall dieses das fertile sein. Der blinde Ast (C_3) im Fruchtkno-

tenboden beweist, daß im Gynoeceum ein drittes Fruchtblatt verborgen ist (vgl. Beispiel 4, Abb. 118).

Drittes Beispiel (Abb. 117)

Diese Endblüte ist nach P6 A2 G(3) gebaut. Im Ovar ist nur eine Samenanlage vorhanden, deren Mikropyle sich von Karpell 1 wegwendet. Im Blütenstiel werden 5 Bündel sichtbar (Abb. 117/1):

1) $P_1+A_1+C_2$ 2) $P_2+A_2+P_6+C_3$ 3) P_3 4) P_4 5) P_5+C_1+SA

Sie versorgen die angegebenen Organe in der schon bekannten Weise.

Hier ist die Samenanlage mit dem genetisch zuerst angelegten Karpell 1 eng gekoppelt. Demnach scheint dieses also fertil zu sein; die anderen beiden Karpelle wären dagegen steril. Interessant ist hier die Tatsache, daß die Perigonblätter 2 und 6 von einem gemeinsamen Bündel versorgt werden (Abb. 117/1 u. /31). Demgegenüber sind Tepalum 6 und 4 für eine bestimmte Strecke miteinander verwachsen (Abb. 117/68). Mit der Lupe betrachtet, erweckt eine solche Blüte den Eindruck, als sei sie durch Spaltung von Perigonblatt 4 aus einer 5zähligen hervorgegangen, wie das theoretische Diagramm in Abb. 51 veranschaulicht. Nach dem Leitbündelverlauf liegt jedoch eine Spaltung von Tepalum 2 vor. Diese Widersprüche können bei Annahme von „negativem Dédoublement" erklärt werden.

Viertes Beispiel (Abb. 118)

P5 A4 G(3) lautet die Formel für diese Endblüte. Das Ovar wird von 3 Narben gekrönt, deren eine (Karpell 3) allerdings viel schwächer als die beiden übrigen ausgebildet ist (Abb. 118/155). Dieses Karpell 3 weist nur ein sehr kurzes Leitbündel auf, das, anstatt in das besagte Fruchtblatt einzuziehen, im Grund des Fruchtknotens blind endet (Abb. 118/48 u. /49). Das Ovar birgt eine Samenanlage, die merkwürdigerweise mit der Mikropylarregion nach vorn, zu Tepalum 3 hin weist (Abb. 118/88). Staubblatt 3 trug eine auffallend breite Anthere. Der Blütenstiel zeigt 5 Bündelkomplexe (Abb. 118/1):

1) P_1+A_1 2) $P_2+A_2+C_2$ 3) $P_3+A_3+C_3+C_1+SA$ 4) P_4+A_4 5) P_5

Hier zieht das Verhalten des dritten Bündelkomplexes die Aufmerksamkeit auf sich. Dieser innerviert u. a. das Karpell 1 und spaltet auch einen Ast (C_3) ab, der in die Basis des Fruchtblattes 3 einzieht, ohne jedoch weiter in das Innere dieses Karpells vorzustoßen (vgl. die Abb. 118/45 bis /49, die den Fruchtknotenboden vergrößert darstellen). Der Umstand, daß Fruchtblatt 3 gegenüber den beiden anderen so schwach ausfällt, und die Art und Weise seiner Innervierung erwecken die Vorstellung, als hätte das „Bildungsmaterial der Blüte" hier für ein vollständiges Karpell nicht ausgereicht. Dieses hinzugekommene, dritte Karpell muß auch die Richtung der Samenanlage geändert haben, die, statt wie gewohnt nach hinten zu schauen, in dieser Blüte nach vorn gedreht ist. Im übrigen bin ich geneigt, auch hier Karpell 1 als das fertile anzusprechen. Man vergleiche das theoretische Diagramm dieser Blüte in Abb. 30.

Fünftes Beispiel (Abb. 119)

Die Blüte ist nach P5 A3 G(2) gebaut und besitzt nur eine Samenanlage, deren Mikropyle Karpell 2 zugewandt ist. Diese Variante ist die weitaus häufigste. Der Querschnitt des Blütenstiels zeigt wieder 5 Leitbündelkomplexe (Abb. 119/1), die sich folgendermaßen zusammensetzen:

1) P_1+A_1 2) P_2+A_2 3) $P_3+A_3+C_2$ 4) P_4+C_1+SA 5) P_5

Die ersten beiden Bündelaggregate innervieren die Tepalen 1 und 2 und danach ihre Staubblätter (Abb. 119/59). In Perigonblatt 5 tritt, getrennt von den anderen Nerven, ein eigenes Bündel (P_5) ein. Der Bündelkomplex $P_3A_3C_2$ zieht in Perigonblatt 3, Staubblatt 3 und in das hintere, zweite Karpell (Abb. 119/67). Das Bündel P_4C_1SA versorgt außer Tepalum 4 auch die Samenanlage und Karpell 1 (Abb. 119/63), welches sich also auch in diesem Beispiel als fertil erweist. Abb. 35 gibt das theoretische Diagramm wieder.

Sechstes Beispiel (Abb. 120)

P5 A3 G(2) ist die Formel für diese Endblüte. Ihrem Diagramm nach gehört sie wie auch die vorige der meist gefundenen Blütenvariante an. Der Fruchtknoten beherbergt eine Samenanlage, die von Karpell 1 abgewandt ist (Abb. 120/61). Ein Querschnitt des Stiels dieser Blüte weist 7 Stränge auf (Abb. 120/1):

1) P_1+A_1 2) P_2+A_2 3) P_3+A_3 4) P_4 5) P_5 6) C_1+SA 7) C_2

Die Abb. 120/1, /26, /33, /33′, /35, /39, /41, /42, /48, /57 und /61 verdeutlichen die Leitbündelversorgung der einzelnen Organe.

Hier finden wir den Fall realisiert, daß die Bündel für die Karpelle isoliert von denen der Tepalen erscheinen. Da ein gemeinsamer Nerv (C_1SA) Karpell 1 und die einzige Samenanlage versorgt, haben wir auch hier allen Grund, dieses Fruchtblatt als das fertile zu betrachten. Das theoretische Diagramm der Blüte ist Abb. 38 zu entnehmen.

Siebentes Beispiel (Abb. 121)

Diese Endblüte entspricht dem Bauplan P5 A2 G(2). Sie ist ebenfalls mit nur einer Samenanlage ausgestattet, die nach Karpell 2 hin schaut. Aus dem Leitbündelring steigen 6 Bündel auf (Abb. 121/1):

1) P_1 2) A_1 3) P_2+A_2 4) P_3 5) P_4+C_1 6) P_5+C_2+SA

Von Interesse ist wieder der Leitbündelverlauf im Fruchtknoten. Die Samenanlage zeigt bei dieser Blüte wider Erwarten eine Verknüpfung mit Karpell 2 (Abb. 121/49 u. /50), wonach wir dieses Fruchtblatt als fertil ansehen müssen.

III. Infloreszenz und Blüten von Chenopodium foliosum

1. Der Blütenstand

Wie bereits angedeutet, ist der Blütenstand von *Ch. foliosum* ebenfalls ein disjunkt-heterokladischer Pleiothyrsus, also ein Pleio-

thyrsus mit diskontinuierlichem Übergang zwischen seinen cymosen und seinen thyrsischen Parakladien, doch ist der Habitus der Pflanze, verglichen mit *Ch. capitatum*, ein anderer. *Ch. foliosum* unterscheidet sich von *Ch. capitatum* u. a. in folgenden Punkten:

1. Zunächst ist die Art genetisch mit viel kräftigerem Wuchs ausgestattet, und da die homöokladische Region stark gefördert wird, entspringen die Spezialthyrsen ganz unten an der Hauptachse. Dieses Verhalten verleiht der Pflanze ein lockeres, buschiges Aussehen. Die Synfloreszenz stellt im allgemeinen einen 4- bis (seltener) 5fachen Pleiothyrsus dar, daher wirkt *Ch. foliosum* reicher verzweigt als *Ch. capitatum* (Abb. 21, 22).

2. Sodann ist die Beblätterung eine augenfällig durchgehende (Abb. 22. Vgl. auch Eckardt, 1967 b), was in dem Epitheton „*foliosum*" sehr treffend zum Ausdruck kommt. Derartige Infloreszenzen wurden früher von Goebel (1931: 1), da die Blüten „in den Achseln der Laubblätter" stehen, als „blühende Pflanzen" bezeichnet. Es ist ein Verdienst Trolls, die hier vorliegenden wahren Verhältnisse (es handelt sich um foliose Infloreszenzen, Troll 1950: 377—415) aufgedeckt zu haben. Nach Troll (1964: 6f.) spricht man jedoch neuerdings in solchen Fällen, in denen die Blattgröße wie bei *Ch. foliosum* in akropetaler Richtung abnimmt und die obersten Tragblätter „bloße Diminutivformen der Laubblätter" darstellen, von „Frondulosität der Beblätterung" und nennt die betreffenden Blütenstände im Gegensatz zu den „frondobrakteosen Infloreszenzen", wie sie bei *Ch. capitatum* vorliegen, „frondose Infloreszenzen". Die frondosen Hochblätter funktionieren als Assimilationsorgane, indem sie die Aufgabe der Laubblätter übernehmen, und Troll (1950: 414) folgert daher, daß „bei allen derartigen Pflanzen der Unterbau wenigstens eine Neigung zur Reduktion zeigt", was für *Ch. foliosum* zweifellos zutrifft. Auch Buxbaum (1961: 22 u. 32f.) spricht von einem „Gesetz der Verkürzung der vegetativen Phase", das „allen Familien der Centrospermae zu eigen" sein soll.

Bezüglich der Blattstellung ist zu sagen, daß der Divergenzwinkel bei unseren beiden Pflanzen etwa 138° beträgt.

3. Ferner ist bei *Ch. foliosum* die homöokladische Region — sowohl die der Hauptachse als auch die der Spezialthyrsen — überaus verlängert (30 bis 40 Knäuel sind keineswegs eine Seltenheit) und zeigt die Tendenz, über einen längeren Zeitraum weiterzuwachsen, bevor eine Endblüte angelegt wird, mit dem Ergebnis, daß bei kräftigen Pflanzen die Terminalblüte häufig fehlschlägt.

4. Die cymosen Knäuel sind viel armblütiger als bei *Ch. capitatum*. Sie weisen etwa 20 bis 60 Blüten auf, wobei die reichsten Knäuel stets die untersten sind, die der Region der Spezialthyrsen unmittelbar folgen. Da die Knäuel in akropetaler Richtung verarmen, verjüngt sich der Endthyrsus also merklich von unten nach oben. Auch die Effloration erfolgt aufwärts, und die Knäuel reifen auch nacheinander mit deutlich zeitlichem Abstand in akropetaler Direktion. Allerdings zeigt die Endblüte genau wie bei *Ch. capitatum* im Vergleich zu

den ihr benachbarten Mittelblüten (E^1) eine präkursive Entwicklung und Entfaltung. Sie befindet sich meist etwa auf der gleichen Entwicklungsstufe wie die E^1 des unter ihr sitzenden 5. oder 6. Knäuels. Wir erinnern uns, daß die Verhältnisse bei *Ch. capitatum* anders lagen. Wahl hat in seiner Studie der Gattung *Chenopodium* innerhalb der Sektion *Eublitum*, zu der unsere beiden Arten gehören, diesen Unterschied als trennendes Merkmal verschlüsselt. Er schreibt (Wahl 1954: 5): "In only one species seen, *C. foliosum*, is progression of flowering from the base to the tip of the plant, and here it is more markedly so than in any case of the reverse sequence."

Außerdem sind die Knäuel viel regelmäßiger verzweigt, und ihre Blüten neigen nicht in dem Maße, wie es bei *Ch. capitatum* oft der Fall ist, zu Verschiebungen, Unregelmäßigkeiten und Fehlschlag. Die Köpfchen sind deshalb zu genaueren Analysen besser geeignet und wegen der geringeren Blütenzahl auch leichter überschaubar. Sie werden hier ebenfalls rekauleszent auf ihre Tragblätter verlagert, jedoch nicht so stark wie bei *Ch. capitatum*. Von progressiver Rekauleszenz kann man bei *Ch. foliosum* nicht reden, dementsprechend kommt es nie zu einem Schwund der Tragblätter. Zudem habe ich in keinem Fall das Verschwinden von Mittelblüten E^1 der Knäuel beobachtet.

5. Übergangsbildungen zwischen den Knäueln und den Spezialthyrsen wurden niemals angetroffen; ihr Vorkommen dürfte äußerst selten sein.

2. Die Endblüte

Die Endblüte ist am häufigsten pentamer (vgl. Cohn 1914: 60) und liegt dann z. B. in der Form P5 A5 G(2) oder P5 A3 G(2) vor. Sie ist oft normal ausgebildet, Abweichungen sind indessen keineswegs selten. Auch bei *Ch. foliosum* wird die $^2/_5$-Schraube bis in das Gynoeceum fortgeführt, dessen Oligomerie durch Reduktion aus ursprünglicher 5zähligkeit abzuleiten ist (vgl. Payer 1857, über *Beta*).

In den Abbildungen 98/1—3 werden drei aus einer Serie ausgewählte Querschnitte wiedergegeben. Sie stammen von der Infloreszenzspitze eines Spezialthyrsus Pc^1. In der Mitte liegt die etwas schräg getroffene, fünfzählige Gipfelblüte E^1, die nach P5 A5 G(2) gebaut ist. Außerdem sind ein geringfügig unterhalb der Endblüte inseriertes Zwischenblatt (Zb) und die obersten Knäuel der homöokladischen Region angeschnitten. Derartige Zwischenblätter sind bei *Ch. foliosum* nicht selten, doch habe ich die Eingliederung eines dieser Gebilde in den Perigonblattkreis der Terminalblüte in der für *Ch. capitatum* beschriebenen Weise nicht beobachtet. Das hängt sicherlich damit zusammen, daß mir für die Untersuchung der Endblüte kaum 30 Pflanzen zur Verfügung standen.

Da der Aufbau der normalen Gipfelblüte nichts Neues bringt, sei an Hand der oben erwähnten und wegen ihres von der Norm abweichenden Verhaltens ausgewählten Endblüte deren Problematik näher aufgezeigt. Schon auf den ersten Blick fällt uns die ungewöhnliche Orientierung der

Samenanlage im Ovar auf. Sie weist zwischen P_1 und P_4, anstatt wie üblich in die Richtung des P_2, also nach hinten (vgl. Abb. 98/2). Man würde hier nach dem auf Seite 208 über *Ch. capitatum* Gesagten das Vorhandensein eines verborgenen, dritten Karpells im Gynoeceum erwarten, ich habe indes keinerlei Spuren eines solchen, weder äußerlich in Gestalt einer dritten Narbe noch im Boden des Fruchtknotens in Form eines dritten Leitbündels für ein in der Fruchtknotenwandung verstecktes Organ, entdecken können. Allerdings war die Blüte noch jung, und es ist nicht ausgeschlossen, daß sich im Laufe ihrer Weiterentwicklung ein verborgenes Karpell hätte offenbaren können.

Auch das Androeceum der Blüte bietet uns einen unvorhergesehenen Anblick. Nach dem Entwicklungszustand der Antheren zu urteilen, müßten die Staubblätter in der Reihenfolge 1—5—4—2—3 angelegt worden sein, denn A_1 enthielt 1kernigen Pollen, A_5 Pollentetraden gerade am Ende der RT II; bei A_4 befand sich der Inhalt der Pollensäcke inmitten der RT II, und A_2 wies nur Pollenmutterzellen im Leptotän-Stadium auf. A_3 stellte dagegen einen sterilen Stift dar, ein Staminodium, nicht einmal halb so groß wie die anderen Stamina. Nun wäre aber eine Anlegungsfolge nach der genetischen Schraube, d. h. in der Reihenfolge 1—2—3—4—5, mit Recht zu erwarten. Wie ist diese Diskrepanz zu verstehen? Der abweichende Entwicklungszustand der Staubblätter sollte uns nicht unbedingt stören. So ist es sehr gut möglich, daß die Stamina in der erwarteten Reihenfolge zwar angelegt wurden, A_3 jedoch im Laufe der weiteren Entwicklung aus irgendwelchen Gründen benachteiligt, A_5 und A_4 dagegen begünstigt waren, was die beschriebene Abweichung verursachen würde. Daß gerade angelegte Organe nachträglich gefördert oder aber rückgebildet werden können, ist eine Erscheinung, die man des öfteren in den Beschreibungen anderer Autoren findet (vgl. vor allem Payer, 1857). Als Parallele hierzu könnte die Tatsache gelten, daß in manchen Knäueln unter den Blüten 5. oder 6. Ordnung einige mit einem gut entwickelten Staubblatt angetroffen wurden, obwohl alle vorausgehenden Blüten 4. und 5. Ordnung keine Spur eines solchen zeigten.

3. Aufbau der Knäuel

Als äußerst wertvoll hat sich für diese Studie das mir von Herrn Prof. Eckardt überlassene Material erwiesen, das von ihm am 11. 7. 1966 im Oberengadin bei Fex-Platta gesammelt und fixiert wurde. Die Vorzüge dieses Materials gegenüber dem hier im Botanischen Garten Berlin-Dahlem kultivierten liegen u. a. darin, daß bei den Pflanzen aus dem Oberengadin die Ausgliederung der einzelnen Blüten entsprechend den kälteren Bedingungen, denen sie ausgesetzt waren, etwas verlangsamt wurde. Ich konnte die Anlegung fast aller Organe und Blüten in der Reihenfolge ihrer Entstehung, zeitlich mehr oder weniger voneinander getrennt, beobachten.

Wie bei *Ch. capitatum* haben sämtliche Blüten des Knäuels außer der Primanen kein Tragblatt. Die Primanen sowie die Sekundanen und Tertianen

sind zwittrig (Abb. 99, 101 u. 103). Die adaxialen Tertianblüten besitzen meistens ein Staminodium, seltener ein wohlentwickeltes Staubblatt, die abaxialen sind dagegen fast immer mit einem kräftigen, fertilen Staubblatt versehen. Hin und wieder können Quartanblüten, ja gelegentlich sogar einzelne Blüten 5. oder 6. Ordnung zwittrig sein. Alle anderen Blüten sind gewöhnlich weiblich, und zwar im Unterschied zu *Ch. capitatum* im fertigen Zustand meist ohne jegliche Spur des unterdrückten Staubblattes.

Die blütenreicheren Knäuel sind schwer zu analysieren. Den Aufbau von solchen, die zwischen 20 und 40 Blüten besitzen, kann man mit einiger Sicherheit verfolgen, vorausgesetzt, daß die Knäuel günstig mikrotomiert wurden. Die Abb. 102, 104 und 105 bringen vom Bau derartiger Teilblütenstände einige Beispiele, aus denen hervorgeht, daß die abaxiale Seite gegenüber der adaxialen blütenreicher, also gefördert ist. Ferner ist erkennbar, daß die Anlegung mindestens bis zu den Blüten 5. Ordnung rein dichasial erfolgt und daß der wickelige Auslauf des Köpfchens, der nach Eichler (1878: 82) für die Gattung *Chenopodium* ganz allgemein typisch sein soll, recht schwach angedeutet ist.

4. Die Blütendiagramme

Die Endblüte ist nach P5 A5 G(2) oder nach P5 A3 G(2) gebaut. Sie soll (nach Cohn 1914: 60) im Perigon auch 4- und 3zähligkeit aufweisen, was ich allerdings nicht beobachtet habe. Das Perigon der wenigen Gipfelblüten, die ich im reifen Zustand antraf, schien normal ausgebildet zu sein. Ob auch bei diesem Perigonblatt 3, wie bei *Ch. capitatum* so häufig (Laubengayer, 1937, spricht sich über ähnliche Verhältnisse bei den Polygonaceae aus), ein zur Spaltung neigendes „Doppelblatt" darstellt, sollen spätere Untersuchungen zeigen. Mehr als zwei Fruchtblätter sind mir nicht begegnet; an ihrer Existenz zweifle ich jedoch nicht, zumal ich bei Mittelblüten wie bei Blüten höherer Ordnung des öfteren deren drei feststellen konnte (Abb. 100).

Die Mittelblüte der Knäuel (E^1) wird, nach der Häufigkeit ihres Vorkommens angeordnet, durch die Formeln P3 A2 G(2), P3 A1 G(2), P4 A2 G(2) und P3 A1 G(3) charakterisiert (Abb. 94—97, 99 u. 100). Die tetrameren Mittelblüten entstehen durch Unterdrückung von P_5 im normalen Chenopodiaceen-Diagramm mit quinkunzialem Perigon; die zur Ausbildung gelangten vier Perigonblätter nehmen eine dekussierte Stellung ein (Abb. 94). Ebenso entstehen die trimeren Blüten durch Ausfall von P_5 und P_4, wobei die Perigonblätter 1, 2 und 3 meist ± die Stellung beibehalten, die sie im ursprünglichen Quinkunx innehatten (so liegt z. B. P_2 hinten). Eckardt (1967 b: 334) gelangte allerdings zu einer anderen Auffassung der Tepalenfolge. Übrigens ist die Orientierung der Diagramme 3 und 4 in Fig. 6 bei Cohn (1914: 60) für die Mittelblüte nicht ganz richtig. Deren Ontogenie zeigt ein deutlich adaxiales P_2, Abweichungen scheinen allerdings vorzukommen. Die Abb. 95 und 96 geben zwei Fälle wieder, in denen P_2 länger als die übrigen Perigonblätter ausgebildet war und anscheinend als Verschmelzungsprodukt zweier Phyllome angesehen

werden muß. Man kann diese Erscheinung als ein Indiz für „negatives Dédoublement" werten und derartige Blüten als Übergangsbildungen zwischen 4- und 3zähligen ansehen.

Eine auffallende Erscheinung am Perigon der trimeren Mittelblüte ist der tiefe Spalt zwischen P_1 und P_2. Die Perigonblätter sind demnach in verschiedenem Ausmaße untereinander verwachsen. Während P_1 und P_3 bzw. P_3 und P_2 etwa bis auf gleiche Höhe miteinander vereinigt sind, reicht die Kluft zwischen P_1 und P_2 noch 80—200 μ tiefer, fast bis zum Boden der Blüte, und deutet somit auf das fehlende P_4 hin (Abb. 99/1—3). Es ist nun interessant, daß bei allen anderen trimeren Blüten, also den Blüten 2. bis n. Ordnung, ein ähnlicher Spalt auf der adaxialen Seite zwischen P_2 und P_3 erscheint. Man ist versucht, solche Diagramme durch Ausfall des hinteren Perigonblattes (2) aus einer tetrameren Blüte abzuleiten (vgl. in Abb. 99/2 beide Sekundanen); doch das wäre falsch. Dieses Perigon ist sicherlich wiederum durch Ausfall von P_4 zu erklären, und zwar in der Weise, daß P_2 wegen einer Hemmung im adaxialen Bereich seitlich angelegt wird und damit den Platz von P_4 einnimmt. Das führt zu dem Ergebnis, daß beide Höcker kongenital verwachsen; es liegt also „negatives Dédoublement" vor.

Das adaxiale Staubblatt ist sehr oft nur als ein winziges, 10—20 μ großes Staminodium vorhanden, das leicht übersehen werden kann. Dies könnte als ein Beweis für die Unterdrückung der hinteren Partie der Mittelblüte gelten. Das umgekehrte Verhalten, wonach das vordere Staubblatt als Staminodium ausgebildet sein müßte, habe ich nie angetroffen. Dieses Staubblatt ist vielmehr stets fertil und scheint gelegentlich in die Lücke zwischen P_1 und P_2 zu fallen, in welchen Fällen es mit dem Rand von P_1 zu verschmelzen pflegt (Abb. 99/3).

Die Tertianen und Quartanen sind üblicherweise nach P3 A1 G(2) ausgebildet. Blüten, die in der Form P4 A1 G(2), sogar P5 A1 G(2) auftreten (Abb. 103 u. 101) und mitunter drei Karpelle besitzen, sind jedoch keineswegs selten. Zudem sind Verwachsungen zwischen den Perigonblättern zweier benachbarter Blüten häufig (Abb. 107).

Die übrigen Blüten sind weiblich und liegen meist als P3 G(2) vor.

IV. Das Gynoeceum

1. Allgemeine Vorbemerkungen

Mit dem Bau des Gynoeceums und der Karpelle sowie den Placentationsverhältnissen im Ovar haben sich seit mehr als einem Jahrhundert namhafte Morphologen auseinandergesetzt. Die Leistungen eines jeden zu würdigen, ist hier wohl nicht der geeignete Ort, außerdem liegen über die wichtigsten Auffassungen schon Sammelreferate und kritische Auseinandersetzungen vor (Unruh 1939, Sprotte 1940, Douglas 1944, Puri 1952, Eckardt 1957, Eames 1961, Kaussmann 1963), die den Interessierten in die Problematik einführen und mit der wichtigsten Literatur bekanntmachen.

Die von Čelakovský (1874—1899) aufgestellte von Troll (1932) wiederbelebte und von Juhnke & Winkler (1938), Winkler (1941), Leinfellner (1941—1953) und Baum (1948—1953) weiter ausgebaute klassische Theorie, wonach die Fruchtblätter der Angiospermen ascidiate Organe darstellen, wie auch die Auffassung, daß diese Fruchtblätter allein die Samenanlagen hervorbringen, die letzteren also grundsätzlich phyllospor sind, haben fast überall Anerkennung gefunden. Zwar ist seit Schleiden (1837) wiederholt und meist auf Grund von einseitigen Untersuchungen, beispielsweise ausschließlich mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte (Payer 1857, organogenetisch; Hagerup 1936 und Pankow 1962, histogenetisch) oder auf dem Boden der Merkmalsphylogenie (Lam 1948 a u. b, 1950), versucht worden, das Vorkommen von achsenbürtigen Samenanlagen bei den Angiospermen nachzuweisen, doch sind diese Bestrebungen von Čelakovský (1874—1899), Warming (1878), Velenovský (1910) und später von Eckardt (1937—1957), Eames (1951—1961) und seiner Schule, Leinfellner (1953) und Roth (1957—1969) heftig bestritten und weitgehend widerlegt worden.

Vor allem die reduzierten Centrospermen, insbesondere die Chenopodiaceae und Amaranthaceae, ferner die Polygonaceae, Juglandaceae u. a. wurden mit Vorliebe für derartige Studien gewählt. Diese Familien sind so abgeleitet, daß nur gelegentliche Andeutungen von Scheidewandbildung und Mehrsamigkeit im Gynoeceum bei einigen ihrer Vertreter auf die ursprünglichen Verhältnisse schließen lassen. Selbst hier hat Eckardt (1955) in einer Studie über die Centrospermen an Hand der sehr flachen Fächerung im Boden des Fruchtknotens bei gewissen Basellaceae, Portulacaceae, Caryophyllaceae und Chenopodiaceae die Richtigkeit der klassischen Vorstellung vom Bau des synkarpen Gynoeceums und somit die Phyllosporie bestätigen können. Verständlicherweise sind jedoch solche Funde bei den abgeleitetsten Familien selten. So ist man, da ontogenetische oder leitbündelanatomische Untersuchungen allein oft zu fehlerhaften Schlüssen führen (vgl. ähnliche Gedankengänge bei Guédès, 1966: 45), nach Čelakovský weitgehend auf Antholysen angewiesen, wenn definitive Beweise erbracht werden sollen.

Über Antholysen und Bildungsabweichungen existiert ein sehr umfangreiches Schrifttum. Bekannt sind vor allem die Zusammenstellungen von Moquin-Tandon (1841), Masters (1886), Worsdell (1915—16) und Penzig (1921—22). Antholysen wurden früher von Cramer (1864), ganz besonders aber von Čelakovský (1874—1900) und Velenovský (1910) zur Lösung morphologischer Probleme herangezogen. Ihr Wert ist immer umstritten gewesen, und noch heute gehen die Meinungen über diese Frage auseinander (Goebel 1932: 1761, Arber 1937: 166, Heslop-Harrison 1952, Meeuse 1963 a u. b, Meyer 1966, Guédès 1966, Moeliono 1970). Die Leitbündelanatomie wurde im vorigen Jahrhundert von van Tieghem (1871) und wird heute von Eames (1931—1961) und seiner Schule mit Erfolg zur Beantwortung von Placentationsfragen verwandt.

Es müßte doch möglich sein, durch Kombination und vorsichtiges Abwägen der Ergebnisse von Ontogenie, Histogenese, Leitbündelanatomie und Teratologie, also bei Anwendung verschiedener Untersuchungsmethoden, vor allem auf vergleichender Grundlage, auch in den reduziertesten Fällen zur richtigen Lösung des Problems zu gelangen.

Die Beweise gegen die Stachyosporie und die polyphyletische Entwicklung der Angiospermen sind in der Tat so umfangreich geworden, daß von Parkin (1955: 50) vorgeschlagen wurde, die beiden Begriffe „Phyllosporie" und „Stachyosporie" aus der Morphologie der Angiospermen zu verbannen.

Wie bei den Blütendiagrammen von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* abgehandelt wurde, bilden meist zwei verwachsene Fruchtblätter das einfächerige, coenokarp-parakarpe Gynoeceum unserer beiden Arten. Pseudomonomerie ist bei den Chenopodiaceae bislang noch nicht bekannt geworden (Eckardt 1937: 87), allerdings liest man bei Hindmarsh (1966: 275): "The ovary is monocarpellary ..." Ihre weitere Beschreibung ("The elongated style terminates in two elongated stigmatic branches, although in some cases it is trifid due to the presence of a smaller third branch.") und ihre Abbildungen offenbaren jedoch ein normales Chenopodiaceen-Gynoeceum mit zwei bzw. drei Karpellen. Man wäre geneigt, die erste Angabe für einen übersehenen Druckfehler zu halten, fände man nicht ebenda: "The five stamens are obdiplostemonous ..." Überdies sind manche der embryologischen Abbildungen nicht überzeugend.

Mehr als zwei Fruchtblätter kann man bei vielen Chenopodiaceae finden, bei denen das Schwanken in den Organzahlen schlechthin als ein Charakteristikum angesehen werden könnte. Selbst bei *Corispermum* habe ich einmal eine reduzierte, abaxiale Narbe beobachtet, die auf das Vorhandensein eines versteckten, dritten Karpells im Pistill hinwies.

Bei *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* besteht das Gynoeceum aus dem die einzige basale Samenanlage bergenden Ovar, welches im distalen Bereich in einen kurzen Griffel übergeht. Dieser wird seinerseits von zwei langen karinalen Narben gekrönt. Die Narben sind allseits mit kurzen Papillen besetzt, wahren anfangs einen aufrechten Wuchs und werden vom jeweiligen Dorsalmedianus innerviert. Weitere Leitbündel sind in der Fruchtknotenwandung, die im Jugendstadium aus vier Zellagen besteht und später schizogen entstandene Hohlräume zeigt, nicht vorhanden.

2. Zur Blütenentwicklung

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, daß die beiden Karpelle kongenital verwachsen sind. Daher entsteht das Gynoeceum in Form eines Ringwalls, der abaxial, an der Stelle, wo das vordere Fruchtblatt zu erwarten ist, etwas höher ausfällt. Das abaxiale Karpell wird demnach gleich bei seiner Anlegung stärker ausgebildet und sitzt außerdem etwas tiefer an der Blütenachse als das adaxiale; das ist besonders bei Gipfelblüten mit mehr als zwei Frucht-

blättern augenfällig. In den allerjüngsten Entwicklungsstadien ist, wie in Abb. 108 wiedergegeben, auch die frühere Anlegung des abaxialen Fruchtblattes erkennbar. Dieses Karpell ist bei den pentameren Blüten nach der genetischen Schraube das erste Blatt des Gynoeceums und fällt bei vollständigen Blüten erwartungsgemäß über P_1. Die Entstehung von drei Karpellen hat PAYER (1857, Tafel 66) bei *Beta maritima* hervorragend abgehandelt. Seine Fig. 4 zeigt die Anlegung eines abaxialen, dem P_1 (bei PAYER als Sepalum s^1 bezeichnet) superponierten Fruchtblattprimordiums. Die beiden anderen Karpelle folgen später nach (Fig. 5—7). Die weiteren Abbildungen PAYERS zeigen deutlich, daß sich die einzige, subbasale Samenanlage vom ersten Fruchtblatt, das die übrigen an Stärke und Größe übertrifft, wegkrümmt.

Jüngst hat BAROCKA (1959 a) die Ontogenie der Blüten von *Beta vulgaris* L. untersucht, wobei sie ebenfalls die zeitlich voneinander getrennte Anlegung der Karpelle beobachtete. Leider sind ihre Abbildungen ungenügend beschriftet, auch ist die Beschreibung nicht ganz zutreffend.

Die Blütenentwicklung von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* kann man am besten an Mikrotomschnitten von Sekundanblüten studieren. Die Primanen der Knäuel und die Gipfelblüten sind, so günstig ihre Stellung auch erscheinen mag, auf Grund der hohen Variabilität in der Zahl ihrer Organe hierfür ungeeignet. Die Untersuchung mit der Lupe, von PAYER in so glänzender Weise durchgeführt, stößt wegen der Kleinheit der Objekte auf große präparative Schwierigkeiten (vgl. COHN 1914: 67). Bei Mikrotomschnitten ist wiederum recht schwer zu beurteilen, ob der Schnitt auch tatsächlich median geführt wurde, da wie erwähnt die Anzahl der Glieder einer jeden Formation der Blüte nicht konstant ist.

Die Blütenprimordien von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* sind mit zwei Tunicaschichten ausgestattet, dem Dermatogen und dem Subdermatogen (bezüglich der Terminologie verweise ich auf VON GUTTENBERG, 1960). Der histogenetische Entwicklungsablauf in der jungen Blüte ist bei beiden Arten völlig identisch. Die Abb. 109 und 112 illustrieren die Entstehung eines Köpfchens bei *Ch. capitatum*, an dessen Aufbau unter dem Subdermatogen liegende, tiefere Gewebe maßgeblich beteiligt sind. Das Köpfchen wächst in Form eines spitzen Hügels sehr schnell heran, und es erscheint zuerst die Mittelblüte. Abb. 110 gibt eine solche Partialinfloreszenz zur Zeit der Anlegung der Mittelblüte im Längsschnitt wieder. Die zwei periklin geteilten Zellen im Subdermatogen auf der rechten Seite des Blütenprimordiums deuten die Entstehung des abaxialen Perigonblattes an. Das folgende Stadium (Abb. 111) zeigt links das über dem ersten Perigonblatt angelegte Staubblatt. Auch hier offenbaren subepidermale Periklinalteilungen die Bildungsweise, die man bei Blattorganen erwartet. Ferner bezeugen die auf der rechten Seite im Subdermatogen gelegenen periklin geteilten Zellen, daß das adaxiale Perigonblatt in diesem Schnitt auch angetroffen wurde. Von besonderem Interesse sind die subepidermalen Periklinalteilungen an der Spitze der Blüte, die sicher auf die Anlegung

des Gynoeceums hinweisen. Die weitere Entwicklung der Mittelblüte kann ich mangels gut getroffener Schnitte nicht belegen.

Ein Blick auf die beiden folgenden Abb. 108 und 113, die von Sekundanblüten stammen, beweist uns ganz deutlich, daß die Karpelle gegenüber der Samenanlage verzögert angelegt werden. Auf der ersten Abbildung, die eine jüngere Blüte darstellt, ist die frühere Anlegung des abaxialen Karpells (C_1) durch die zweimalig geteilte Zelle in der Subepidermis erkennbar. In der zweiten Abbildung ist das abaxiale Fruchtblatt schon ziemlich herangewachsen und auch das adaxiale (C_2) im Begriff, sich zu erheben. Die zwischen den beiden Fruchtblättern sitzende, kuppelförmige Samenanlage scheint, wie auch Roth (1962) bei *Armeria* festgestellt hat, nicht nur aus Dermatogen und Subdermatogen hervorzugehen; auch Gewebe aus dem Zentralmeristem dürfte zu ihrem Aufbau beitragen.

Im Laufe ihrer weiteren Entwicklung wachsen die Fruchtblätter dann schnell empor und holen die Samenanlage bald ein. Abb. 167 zeigt die Blüte von *Ch. capitatum* zur Zeit des Erscheinens der primären Archesporzelle in der Samenanlage. Zu diesem Zeitpunkt ist der Fruchtknoten noch offen. In Abb. 171 ist das vollkommen geschlossene Gynoeceum dargestellt. Hier fängt die Samenanlage, an der die Initialen der Integumente schon gut zu sehen sind, an, sich vom abaxialen Fruchtblatt wegzukrümmen. Die frühe Ontogenese der Samenanlage scheint, nach meinen recht lückenhaften Schnittunterlagen zu urteilen, wie bei *Armeria* zu verlaufen, wonach auch bei *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* die im Inneren der Samenanlage verlaufenden Zellreihen vom Zentralmeristem herzuleiten wären.

3. Zur Placentation

Vom histogenetischen Standpunkt aus wäre also die terminale Samenanlage auch in unserem Fall als Achsengebilde zu deuten; die Pflanzen könnten als stachyospor bezeichnet werden. Das muß jedoch entschieden angezweifelt werden, denn wie bereits erwähnt, wurde für die Chenopodiaceae *Hablitzia* und *Beta* von Eckardt vergleichend-morphologisch eindeutig Phyllosporie nachgewiesen. Diese Widersprüche machen deutlich, wie unverläßlich die histogenetische Methode ist, wenn sie ohne Kritik zur Anwendung kommt. von Guttenberg (1960: 235) schreibt: „Für die Beurteilung der morphologischen Wertigkeit eines Organes kann meines Erachtens die Histogenese nicht allein ausschlaggebend sein."

Schon die Tatsache, daß die Samenanlage in der Anlegung den Karpellen vorauseilt, sagt uns, daß wir es hier mit sehr abgeleiteten Prozessen zu tun haben. Man könnte sich wohl denken, daß die Pflanze, bildlich gesprochen, mit ihrem begrenzten Bildungsmaterial äußerst sparsam umgeht und die der Fortpflanzung dienenden, wichtigsten Organe — hier die Samenanlage mit Embryosack — gegenüber den weniger wichtigen — hier den Fruchtblättern — fördert. Dieser Tendenz folgend wird alles Unwesentliche

und Entbehrliche vereinfacht oder unterdrückt, wie die Reduktion des Perigons, des Androeceums und selbst des Gynoeceums bezeugt. Unter solchen modifizierten Umständen eine Stütze in der Entwicklungsgeschichte zu suchen, wäre meines Erachtens verfehlt. Die Wahrscheinlichkeit, daß histogenetische Untersuchungsergebnisse zur Lösung morphologischer Fragen — wie denen der Placentation — bei derart reduzierten Taxa mit Erfolg herangezogen werden können, ist zweifellos sehr gering. Čelakovský hatte dies wohl erkannt, als er in ähnlichen Fällen die Aufmerksamkeit seiner Zeitgenossen auf die Antholysen lenkte. Er schreibt (1894: 85): „Dies alles lehrt wieder, daß auf die anatomische Methode in morphologischen Fragen kein rechter Verlaß ist ... wenn sie allein berücksichtigt und auf sogenannte Kriterien ausgebaut wird, kann sie gründlich irre führen. Dasselbe gilt auch von der Entwickelungsgeschichte, auf welche wieder von Anderen blindlings Trugschlüsse gebaut werden."

Lassen sich bei unseren Arten vielleicht auf anderem Wege Beweise für die Phyllosporie der Samenanlage beibringen? — Gewiß. Die Gipfelblüte von *Ch. capitatum* zeigt nicht allzu selten auch im Gynoeceum Pleiomerie. Dabei werden nicht nur die Fruchtblätter vermehrt; häufig habe ich auch 2 bis 3 Samenanlagen im selben Fruchtknoten festgestellt (vgl. Blütendiagramme), was für den reduzierten Charakter des einsamigen Gynoeceums spricht. Mitunter treten in sehr kräftigen Gipfelblüten sogar zwei Wirtel von Karpellen auf, wobei der äußere Kreis den inneren vollständig umhüllt, so daß bei Lupenuntersuchungen die tatsächlichen Verhältnisse gar nicht wahrgenommen werden. Glücklicherweise habe ich etliche derartige Gynoeceen in Mikrotomschnitten studieren können. Es hat sich gezeigt, daß auch der zweite Fruchtblattwirtel in Fortführung der Grundschraube angelegt wird.

Interessant ist nun, daß im Boden solcher Fruchtknoten kurze Scheidewände auftreten, wodurch es zu einer flachen Fächerung kommt. Diese Erscheinung war es, die Čelakovský (1876) als „Tuten-" oder „Kappenbildung" bezeichnete, wobei er für die Mulde am Grunde des Karpells auch den Begriff „Kesselteil" gebrauchte, ein Ausdruck, der den älteren „Karpellsohle" (1874) ersetzte. Die Fächer erklären sich als Andeutungen der Schlauchzonen der Fruchtblätter und bekunden den peltaten Grundbauplan der Karpelle (s. Troll 1932).

Die Samenanlage wird in diesen Gynoeceen deutlich von der Querzone hervorgebracht, ist nun eindeutig blattbürtig und weist marginal-mediane Anheftung auf. Sie schaut mit ihrer Mikropyle aus dem zugehörigen Fach hinaus in die Mitte des Gynoeceums. Danach haben wir hier wohl epitrope Samenanlagen vor uns. Der synascidiate Teil des Fruchtknotens (vgl. Leinfellner 1950) kann bei Blüten mit zwei Fruchtblattwirteln eine Höhe von 140 μ erreichen; dies war z. B. bei der in Abb. 114/49—123 wiedergegebenen Blüte der Fall. Die gleiche Abbildung veranschaulicht den oben geschilderten Sachverhalt.

Auch bei *Ch. foliosum* habe ich etliche Male in ganz normalen, jedoch

recht kräftig entwickelten Mittelblüten flache Gewebebrücken im Fruchtknotenboden feststellen können, deren Höhe allerdings kaum 16 μ betrug. Derartige Septen verlaufen genau an jenen Stellen, an denen man sonst die Kommissuren der Fruchtblätter erwarten würde, und verursachen seichte Vertiefungen im Grund des Fruchtknotens, die uns beweisen, daß der gesamte Boden des Ovars mit Fruchtblattgewebe überzogen ist. Sicher sprechen diese Erscheinungen für den phyllosporen Charakter der Samenanlage bei *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum*. So können wir abschließend sagen, daß sich auch unsere beiden Arten, indem sie vergleichend-morphologisch alle Voraussetzungen hierfür erfüllen, bezüglich der Anheftung ihrer Samenanlage in die Reihe jener Angiospermen einfügen, deren Placentationsmodus im klassischen Sinne gedeutet werden konnte, also der Foliolar- und Placentartheorie entspricht. Sie stehen fast am Schluß einer Reduktionsreihe (vgl. Čelakovský 1876: 60 ff. und Velenovský 1910: 975 f.) auf Grund ihrer abgeleiteten Placentationsweise, die Buxbaum für die Chenopodiaceae neuerlich (1951: 170 ff.) mit folgenden Worten verständlich macht: „Die zentrale Insertion einer einzigen Samenanlage z. B. bei den Chenopodiaceen ergibt sich aus der marginal-zentralen Plazentation eines latent peltaten Karpells bei gleichzeitiger Sterilität des oder der übrigen Karpelle eines coenocarpen Fruchtknotens. Sie ist also als eine reduktive Progression aus einem ursprünglich mehrsamigen Gynoeceum abzuleiten." Zum gleichen Schluß sind Eckardt (1955) für die Basellaceae, reduzierten Portulacaceae, einsamigen Caryophyllaceae und Chenopodiaceae sowie Rauh & Schölch (1965) für die Didiereaceae gelangt.

Diese Autoren fanden ferner (Eckardt 1955, bei Basellaceae), daß das in die Mediane der Blüte fallende, adaxiale Fruchtblatt bei ihren Objekten das fertile ist. Das bedeutet, daß die sitzende, kampylotrope Samenanlage mit ihrer Mikropylarregion in das zugehörige Fach hineinsieht, sich also vom Zentrum des Fruchtknotens abkehrt, womit hier eine apotrope Orientierung der Samenanlage vorliegt. Sehen wir, was Rauh & Schölch (1965: 158 ff.) über die Didiereaceae schreiben: „In die Mediane der Blüte fällt das adaxiale, fertile Karpell, gegen das sich auch die einzige basiläre Samenanlage im Verlauf der Entwicklung hinkrümmt. Hierin stimmen die Didiereaceen völlig mit der von Eckardt (1955) untersuchten Basellacee *Boussingaultia gracilis* Miers f. *pseudo-baselloides* Haum. und der Mehrzahl der einsamigen Centrospermen überein." Das trifft sicher zu.

Unterrichtet man sich an Hand der Abhandlungen von Walter (1906, 1909) und Heimerl (1934) über die Verhältnisse bei den Phytolaccaceae — dem „Genus primordioides" von Buxbaum, aus dem, wie eingangs erwähnt, u. a. auch die Chenopodiaceae abgeleitet werden —, so stellt man fest, daß nur die auch in anderer Hinsicht, nämlich durch Ausbildung einer Blumenkrone, von dem Gros der Phytolaccaceae abweichende Gattung *Stegnosperma* epitrope Samenanlagen besitzt. Walter (1909: 56) ist dieses abweichende Verhalten so bedeutsam erschienen, daß er darauf eine neue Unterfamilie gründete.

Er schreibt: „*Stegnosperma* muß eine eigene Unterfamilie bilden, weil die Ovula innere und untere Mikropyle aufweisen. Dies bisher noch nicht beobachtete Merkmal ist die richtige und einzige stichhaltige Begründung für die Unterfamilie der Stegnospermoideae . . ." Die für die Ableitung der Chenopodiaceae so wichtige Gattung *Microtea* (Phytolaccaceae) besitzt nach den Beschreibungen von Payer (1857) wahrscheinlich eine pleurotrope Samenanlage, was bei den Phytolaccaceae auch für die Gattung *Barbeuia* gelten soll. Leider ist die genaue Stellung der Samenanlage bei *Microtea* aus den Arbeiten von Walter nicht zu entnehmen. Es wäre vielleicht in Zukunft sehr nützlich, wenn bei Blütendiagrammen die Orientierung der Samenanlagen im Fruchtknoten immer genau angegeben würde.

Aus der Beschreibung der Chenopodiacee *Hablitzia tamnoides* Marsch. Bieb. von Eckardt (1955) können wir entnehmen, daß die Verhältnisse ähnlich wie bei den Basellaceae liegen. Dies kann ich auf Grund meiner eigenen Untersuchungen bestätigen. Allerdings sind bei *Hablitzia* statt drei nur zwei niedrige Scheidewände vorhanden, die den Fruchtknotenboden in ein größeres, vorderes und ein etwas kleineres, hinteres Fach teilen. Obwohl es Eckardt nicht deutlich ausgesprochen hat, ist man auch hier geneigt anzunehmen, daß wie bei den Basellaceae und Didiereaceae das hintere, median gelegene Karpell das fertile darstellt. Träfe dies zu, so hätten wir bei den Chenopodiaceae einmal apotrope (bei *Hablitzia*) und ein andermal epitrope (bei *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum*) Samenanlagen.

Untersucht man den Leitbündelverlauf der 3zähligen Blüten, die ja die Hauptmasse aller Blüten im Knäuel von *Ch. capitatum* darstellen, so findet man, daß mit annähernd gleicher Häufigkeit bald das vordere, bald das hintere Karpell fertil zu sein scheint. Das hinwiederum bedeutete, daß wir bei ein und derselben Art beide Stellungsweisen der Samenanlage im Ovar vor uns hätten. Nur die Leitbündelanatomie der Gipfelblüte sagt uns, daß in etwa 80 % der untersuchten Fälle das erstgebildete, also das über P_1 fallende, v o r d e r e Karpell fertil sein muß (vgl. meine Ausführungen zur Leitbündelversorgung der Gipfelblüte). Wie sind diese widersprüchlichen Ergebnisse zu verstehen?

Daß bei einer Art b e i d e O r i e n t i e r u n g s m ö g l i c h k e i t e n der Samenanlage verwirklicht werden, ist zwar recht ungewöhnlich, steht aber keineswegs einzigartig da. *Damasonium* (Buchenau 1869, Dahlgren 1940) soll zwei Samenanlagen hervorbringen, eine epitrope und eine apotrope, wobei, wie Buchenau (1869: 27) bemerkt, durch das Fehlschlagen — einmal der einen, einmal der anderen — beide Stellungen realisiert werden könnten. Auch Beispiele, wo bei zwei Arten derselben Gattung, z. B. *Alisma natans* und *Alisma plantago* (Buchenau 1869) oder *Stilbe*-Arten (Junell 1934), im einen Fall epitrope, im anderen dagegen apotrope Samenanlagen ausgebildet werden, sind bekannt. Vergleiche zu diesem Thema auch die Ausführungen von Hartl (1956: 193), *Melampyrum* betreffend. Dagegen sind die Angaben von Rocén (1927: 150) über ähnliche Befunde in der Gattung *Scleranthus* nach Dahlgren

(1940) irrig. Wir müssen mithin zur Kenntnis nehmen, daß solche Orientierungsunterschiede zwar möglich, aber doch selten sind; sie dürften in unserem Fall wohl nicht in Frage kommen.

Andererseits sollte den Resultaten der leitbündelanatomischen Untersuchung bei den 3zähligen Blüten von *Ch. capitatum* kein allzu großes Gewicht beigemessen werden, da diese Blüten ja auch in anderer Hinsicht besonders reduziert sind. Daß auf diese Methode kein großer Verlaß ist, wurde vielfach betont (Goebel 1933: 1762, 1831; Suessenguth & Merxmüller 1952: 13). Die Leitbündelversorgung der Gipfelblüten ist vielleicht bedeutungsvoller, zumal diese Blüten auch eher dem ursprünglicheren Verhalten nahekommen dürften. Wenn diese Annahme zutrifft, dann sprechen unsere Befunde für die epitrope Stellung der Samenanlage im Fruchtknoten von *Ch. capitatum*.

Nicht nur mit Hilfe des Leitbündelverlaufs und vermehrter Fruchtblattkreise lassen sich über die Orientierung der Samenanlage in bezug auf ihr Karpell Informationen gewinnen; auch das Auftreten mehrerer Samenanlagen im gleichen Ovar liefert wertvolle Indizien. So ist in den von mir beobachteten Fällen von Vielsamigkeit — sei es bei der Gipfelblüte (Abb. 90 und Fig. 2), sei es bei anderen Blüten im Knäuel — die Lage der Samenanlagen zueinander und zu ihren Karpellen fast immer die gleiche. Jede Samenanlage krümmt sich von dem ihr zugehörenden Karpell weg und wendet ihre Mikropyle gegen das Zentrum des Gynoeceums (vgl. die Diagramme). Auch scheint jedes Karpell die Fähigkeit zu haben, nur eine Samenanlage hervorzubringen. Demnach ist die höchste Zahl von Samenanlagen im dimeren Ovar zwei, im trimeren drei...

Wenn ein verstecktes Karpell vorhanden ist bzw. bei Dédoublement im Gynoeceum, kann die Samenanlage u. U. eine etwas untypische Stellung einnehmen (vgl. Diagramme 30, 49 u. 70). — Abschließend möchte ich noch einmal betonen, daß das Studium der vielsamigen Gynoeceen eine enge Koppelung von Fruchtblatt und Samenanlage verrät, was wiederum als Stütze für die Foliolartheorie gelten kann.

Bei *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* sollten wir allerdings zwischen zweierlei Vielsamigkeit unterscheiden:

1. einer echten, bei der in einem Euanthium zwei und mehr Samenanlagen im Fruchtknoten vorkommen;

2. einer unechten, bei der das gleiche in einem Pseudanthium geschieht.

Diese zweite Möglichkeit, wobei der Fruchtknoten und die Blüte überhaupt nachweislich aus der innigen Verschmelzung zweier benachbarter Blüten — gewöhnlich höherer Ordnung — hervorgehen, wird besonders in dichten Knäueln nicht selten verwirklicht und ist für „*Blitum*" schon lange bekannt (vgl. Penzig 1922: 174 ff.). Ich habe verschiedene Stufen solcher Verschmelzungen beobachtet. Blüten dieser Art kann man an der meist ungewöhnlichen äußeren Form ihres Gynoeceums und dessen innerem Bau, an der Orientierung ihrer Samenanlagen (vgl. Abb. 87—89) oder an der zu hohen Zahl der

Fig. 2. *Chenopodium capitatum.*
Spitze des Endthyrsus einer jungen Pflanze mit Endblüte (Längsschnitt). Von der Endblüte (E) sind 2 Perigonblätter und das Gynoeceum gut getroffen. Letzteres zeigt 2 Samenanlagen, die einander zugekehrt stehen. Jede wendet sich also von ihrem Karpell weg und schaut in die Mitte des Fruchtknotens. Zur besseren Orientierung vgl. man Abb. 90, die den Querschnitt einer gleich gebauten Blüte wiedergibt. — Links unterhalb der Endblüte befindet sich das erste Knäuel, dessen Tragblatt halbwegs gut getroffen wurde. Auch ein Teil des Perigons der Mittelblüte und andere Blüten des Knäuels — alle erheblich jünger als die Endblüte — sind zu erkennen.

Organe im Perigon, Androeceum usw. als Verschmelzungsprodukte erkennen und somit als Pseudanthien entlarven (vgl. VAN HEEL 1925, ARTSCHWAGER & STARRETT 1933, SEITZ 1937).

Zwei Samenanlagen in einem Fruchtknoten wurden bisher bei *Spinacia* (STOMPS 1910) und des öfteren bei der Zuckerrübe beobachtet (s. VAN HEEL 1925, SMETKA 1950, FISCHER 1956).

V. Die Trichome

Die Trichome (über den Begriff siehe bei Netolitzky, 1932: 6) der Chenopodiaceae sind besonders formenreich. Auskunft hierüber geben Solereder (1899: 743 f.), Netolitzky (1932), Metcalfe & Chalk (1950, I: 1075 f.), Uphof (1962: 64, 165) und Hummel & Staesche (1962: 223).

Die stets einzellreihigen Haare von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* bestehen im ausgewachsenen Zustand aus einem mehrzelligen Stiel und einer (oder 2) gewaltig vergrößerten Endzelle. Diese ist dünnwandig und dient als Wasserspeicher. Sie besitzt einen durch Endomitose hoch polyploid gewordenen, riesigen Kern und enthält außerdem gelegentlich Kristalle. Die vorwiegend akropetale Entwicklung des Trichoms bei beiden Arten sei am Beispiel von *Ch. capitatum* kurz geschildert (Abb. 322—332):

Eine Epidermiszelle, die Haarmutterzelle, wölbt sich nach außen vor und bildet eine Papille (Abb. 322). Bald teilt sie sich periklin (Abb. 323), wobei eine Fußzelle und eine darüberliegende, apikale Zelle gebildet werden (Abb. 324 u. 325). Die zwischen den Epidermiszellen eingesenkt liegende Fußzelle wird nicht weiter periklin geteilt; sie kann sich jedoch unter Bildung einer schrägen Wand antiklin teilen und zwei ungleich große Zellen erzeugen (Abb. 331 u. 332). Das Haar geht ausschließlich aus der Apikalzelle hervor. Diese teilt sich in akropetaler Folge (Abb. 325—330) anscheinend so lange, bis sich eine Endzelle ausdifferenziert. Das geschieht sehr häufig, wenn das Haar 3—4 Zellen aufweist (Abb. 331). Danach erfolgt das Wachstum durch interkalare Teilungen (Abb. 331). Abb. 332 gibt ein voll ausgewachsenes Trichom wieder.

Unzutreffend sind für unsere Arten demnach die Angaben von Uphof, wonach der Stiel der Haare in der Gattung *Chenopodium* durch basipetale Teilungen aus der Fußzelle (Basalzelle) hervorgehen soll. Er schreibt (1962: 64): "In the balloon-shaped vesicular hairs of *Chenopodium* the apical cell grows out into the bladder, whereas the basal cell produces the pluricellular stipe, the divisions taking place in a basipetal sequence."

C. Embryologie

I. Die Embryologie von Chenopodium capitatum

1. Entwicklung und Bau des Mikrosporangiums, der Mikrospore und des männlichen Gametophyten

Die Anthere von *Ch. capitatum* besitzt, wie es für die Angiospermen typisch ist, zwei Theken und ist tetrasporangiat. In der Knospe ist sie intrors, wird aber bei der Anthese ± latrors. Verlaubung der Staubblätter tritt nicht allzu selten auf; in solchen Fällen wird meist nur ein Sporangium, und zwar stets ein äußeres, von der Mitte der Blüte abgewandtes (Abb. 165), oder seltener eine ganze Theka blattartig umgewandelt. Auch mehr als 4 Sporangien an einem Staubblatt, z. B. 5 (Abb. 161) oder 6, sind mir begegnet, doch derartig

ausgebildete Stamina sind sicher als Produkt eines Dédoublements zu verstehen und keineswegs normal.

Nach Abschluß der Wandbildung besteht das Sporangium (Abb. 123) aus dem sporogenen Gewebe und, abgesehen von der Epidermis, aus 3 Wandschichten, die sich nach dem Monokotyledonen-Typ entwickeln (vgl. Davis 1966: 10). Ihre Bildung sei an Hand von Querschnitten geschildert:

In sehr jungen Antheren (Abb. 122) treten an denjenigen Stellen, wo sich die künftigen Pollensäcke entwickeln werden, durch ihre größeren Kerne und ihr dichteres Plasma auffallende subepidermale Zellen, die primären Archesporzellen, auf. Diese teilen sich antiklin, so daß unter der Epidermis eine Reihe von 2—3 Archesporzellen entsteht (Abb. 124). Diese Archesporzellen teilen sich dann periklin; dabei zerfällt jede in eine äußere, der Epidermis anliegende parietale Zelle und eine innere sekundäre Archesporzelle (Abb. 124). Im Laufe der weiteren Entwicklung gehen aus der parietalen Schicht durch Periklinalteilung 2 Zellschichten hervor (Abb. 126), deren eine, unmittelbar unter der Epidermis liegende direkt zum Endothecium wird. Die zweite, an die sekundären Archesporzellen angrenzende Zellage dagegen macht noch eine weitere Periklinalteilung durch (Abb. 123) und liefert die Zwischenschicht und das Tapetum, welch letzteres also parietalen Ursprungs ist. Über die Herkunft des Tapetums und die mit diesem Thema in Zusammenhang stehenden umfangreichen Auseinandersetzungen sei auf Maheshwari (1950: 33) verwiesen (vgl. dazu auch Schnarf, 1931: 3). Während und kurz nach der Wandbildung teilen sich die sekundären Archesporzellen (= das primäre sporogene Gewebe) mitotisch (Abb. 123), und so wird in jedem Lokulament ein Innenkomplex von etwa 10—14 Zellen, die Pollenmutterzellen (PMZ), gebildet.

Die Anthere hat nun ihr typisches Aussehen erhalten. Sie besitzt eine 4schichtige Wand, bestehend aus der Epidermis, dem Endothecium, einer Zwischenschicht und dem Tapetum (Abb. 130). Didiereaceae, Portulacaceae, Basellaceae und Cactaceae haben eine 4schichtige Antherenwand, alle übrigen Centrospermen sollen sich nach Schnarf (aus Rauh & Schölch 1965: 210) durch 5schichtige Antherenwände auszeichnen. Ich habe sowohl bei *Ch. capitatum* als auch bei *Ch. foliosum* in der Regel 4 Wandschichten beobachtet. Allerdings kann das Tapetum bei beiden Arten stellenweise mehr als eine Schicht dick sein, aber diese Erscheinung ist nicht besonders häufig. Aus der Literatur ist mir unter den Chenopodiaceae eine 5schichtige Antherenwand (mit 2 Zwischenschichten) nur von *Beta vulgaris* (van Heel 1925) und *Ch. ambrosioides* (Miller, Kline & Weber 1959) bekannt.

Die Pollenmutterzellen weisen sehr große Kerne auf, in denen nun eine aktive DNS-Synthese einsetzt. Sehr langsam erscheint in ihnen ein schwaches Prophase-Muster; damit ist das Leptotän-Stadium erreicht (Abb. 130). Die meisten PMZ sind mit einem großen Nucleolus versehen, der sich etwa in der Mitte des Kernes befindet. Etliche Male beobachtete ich jedoch in

PMZ Kerne mit zwei Nucleolen (Abb. 134) in Gesellschaft von solchen mit einem Kernkörperchen. Die Volumina der zwei Nucleolen zusammen sind dann annähernd gleich dem Volumen eines Nucleolus in PMZ mit nur einem Kernkörperchen. Über die Berechnung der Volumina gibt Tischler (1951) Auskunft. Es mag von Interesse sein, daß Mahabale & Solanky (1953a: 83) bei *Suaeda fruticosa* Forsk. und Rauh & Schölch (1965: 150) bei den Didiereaceae auch von sekundären Archesporzellen mit zwei Nucleolen berichten.

Einzelne Tapetumzellen fangen schon während des Synapsis-Stadiums der PMZ an, sich mitotisch zu teilen (Abb. 125). Ich konnte einmal die Chromosomenzahl 2n = 18 feststellen (Abb. 127). Die Mitosen verlaufen rasch, doch die Cytokinese unterbleibt. Die Kernteilungen werden vielfach zu Ende geführt, so daß zur Zeit fortgeschrittener Synapsis 2kernige Tapetumzellen vorhanden sind (Abb. 128, 132, 133 und 136). Andererseits können die Teilungen aber auch unvollständig verlaufen (Abb. 135), wobei die beiden Kerne durch eine dünne Karyolymphebrücke miteinander verbunden bleiben (vgl. Cooper 1933). Derartige hantelförmige Kerne erwecken bei oberflächlicher Betrachtung oft den Anschein von 2 dicht nebeneinandersitzenden, getrennten Kernen, da das Grundplasma der Zelle, in das sie eingebettet liegen, sehr chromophil ist, so daß die dünne Karyoplasmabrücke maskiert wird. Bei genauerer Untersuchung mit starker Beleuchtung nimmt man jedoch sowohl die Plasmabrücke als auch die von einem Teil des Kernes in den anderen verlaufenden Chromonemata wahr (Abb. 135). Trotz Durchsicht eines sehr reichen Materials konnte ich weder bei *Ch. capitatum* noch bei *Ch. foliosum* einwandfrei mehr als 2 Kerne im Tapetum feststellen. Das Tapetum der beiden Arten gehört also anscheinend zur zweiten Klasse Coopers (1933). Hier machen die Kerne nur eine Mitose durch, so daß die reifen Tapetumzellen 2kernig sind. Die Anzahl der Nucleolen je Kern liegt indessen zwischen 1 und 4 (Abb. 127 bis 136); selbst die beiden Kerne ein und derselben Tapetumzelle weisen nicht immer die gleiche Nucleolenzahl auf. Demnach wäre der Verdacht auf weitere, gehemmte Mitosen (vgl. Geitler 1953, ferner Kater 1940) nicht unberechtigt. Einen direkten Nachweis für diese sogenannten „Endomitosen" konnte ich aber nicht mit Sicherheit erbringen. Bei der 2. Reifeteilung (RT II) der PMZ ist das Tapetum vorwiegend 2kernig und seine Teilungsaktivität bereits erloschen. Bhargava (1936) sowie Mahabale & Solanky (1953 u. 1954) fanden im Tapetum der von ihnen studierten Chenopodiaceen-Arten 2—4 Kerne (s. ferner Wunderlich 1954).

Die RT I verläuft gewöhnlich normal (Abb. 137—139). Nach einer kurzen Interkinese (Abb. 139) setzt die RT II ein (Abb. 140—148). Währenddessen sind n = 9 Chromosomen wahrnehmbar (Abb. 141). Kjellmark (1934: 138, Fig. 2) fand in Metaphasen aus Wurzelspitzen 2n = 18 (vgl. auch Fedorov 1969). Die Mikrosporen entstehen simultan durch Furchung (Abb. 143—145) auf die von Farr (1916) geschilderte Weise (s. auch Farr, W. K. 1920). Zur Bildung von Vakuolen (Castetter 1925) kommt es während der Teilung nicht.

Die 4 Pollenkörner sind in der Tetrade dekussiert, tetraedrisch oder isobilateral angeordnet (Abb. 148, 146, 147). Alle Pollenmutterzellen eines Sporangiums machen die Reifeteilungen synchron durch. Die Zwischenschicht wird schon während der Meiose weitgehend zerdrückt.

Ab und zu können Unregelmäßigkeiten in der Reduktionsteilung auftreten, die zur Bildung von Gigaspollen (Abb. 162) führen. Hierüber wird bei *Ch. foliosum* Näheres zu berichten sein.

Kurz nach der Tetradenbildung erreicht das Tapetum, das dem Sekretionstyp angehört, den Höhepunkt seiner Entwicklung. Oft habe ich bei *Ch. capitatum*, vorzugsweise aber bei *Ch. foliosum* auch einen randlichen Symplasten (Abb. 161 u. 162. Näheres bei Budell 1964), ja mitunter ein falsches Periplasmodialtapetum beobachten können. Über echtes Periplasmodialtapetum bei Vertretern der Chenopodiaceae haben Artschwager (1947), Bhargava (1936), Hindmarsh (1966) und Mahabale & Solanky (1953 u. 1954) berichtet. Somit gehören die Chenopodiaceae zu den 21 Pflanzenfamilien, bei denen beide Tapetumtypen festgestellt wurden (Davis 1966). Pollen aus Sporangien mit falschem Periplasmodialtapetum weist manchmal eine hohe Zahl von Gigaspollenkörnern auf. In etlichen Antheren degeneriert das Tapetum frühzeitig, häufig im Verlauf der RT II (Abb. 149. Vgl. Artschwager 1947, Rohrbach 1965).

Während des Aufbaus der Exine von jungen Mikrosporen werden an der Innenwand der Tapetumzellen kleine, kugelige, sich wie die Exine färbende Gebilde, wohl Ubischkörper (s. Ubisch 1927, Carniel 1967 u. Echlin 1971), sichtbar. Diese wurden bei vielen Vertretern der Chenopodiaceae angetroffen (Bhargava 1936, Mahabale & Solanky 1953 u. 1954). Vielleicht spielen sie bei der Bildung der Exine eine Rolle (s. beispielsweise Ledbetter — Porter 1970: 167, Plate 10. 4). Bei *Ch. foliosum* habe ich des öfteren Mikrosporen gefunden, deren Wände allem Anschein nach aus diesen Körnchen aufgebaut waren (Abb. 354). Man vergleiche jedoch die Ausführungen von Fossard (1969) und Echlin (1971). In manchen Fällen, sicher pathologisch bedingt, können sogar Tapetumzellen durch Auflagerung dieser Ubischkörper um sich eine Wand bilden.

Die Zellen der Faserschicht zeigen nach der RT II antikline Zellteilungen (Abb. 154), denen eine radiale Größenzunahme folgt. Ich habe in ihnen keine Stärke feststellen können. Zur Zeit der Pollenreife sind alle Wandschichten außer der Epidermis und dem angrenzenden Endothecium, das nun die üblichen U-förmigen Versteifungsspangen zeigt, längst verschwunden. Kleine Reste von Ubischkörpern können auch noch bei der Anthese in den Antheren nachgewiesen werden (Abb. 164). Die letzten Überbleibsel vom Tapetum verschwinden im Stadium des 2kernigen Pollens, kurz bevor sich die generative Zelle in die vegetative begibt. Zu diesem Zeitpunkt haben die Pollenkörner ihre endgültige Größe erreicht.

Die Entwicklung der Mikrosporen nach der Meiose bis zur Reife folgt dem Normaltyp (Wulff 1939). Die jungen Pollenkörner werden nach Verschleimung und Resorption der Zellwände der sie erzeugenden Pollenmutterzellen aus dem Verband der Tetrade entlassen. Sie besitzen zunächst ein homogenes Plasma, das keinerlei Vakuolen aufweist (Abb. 149, 154). Doch nun setzt ein starkes Wachstum ein, in dessen Verlauf im Pollenkorn eine große, zentrale Vakuole gebildet wird (Abb. 150). Der aus der Mitte der Mikrospore an die Wand gedrängte Kern teilt sich entweder mit einer symmetrischen (Abb. 152) oder mit einer asymmetrischen (Abb. 151) Spindel (s. Geitler 1935 und Schnarf 1941). Diese erste Mitose — stets eine inäquale Teilung (vgl. u. a. Brumfield 1941) — verläuft in jedem Pollenkorn unabhängig von den übrigen im gleichen Sporangium. Der zuvor geschilderte Entwicklungsprozeß wie auch die Meiose sollen durch einen Rückgang der Atmungsintensität in der Anthere gekennzeichnet sein (Linskens 1967: 369). Die kleine, linsenförmige generative Zelle liegt der Wand des Pollenkorns an (Abb. 155). Sie entwickelt sich für eine bestimmte Zeit weiter, bevor sie auf eigentümliche Weise in das Innere des Pollenkorns einwandert (Abb. 156), wo sie nach einer weiteren Mitose (Abb. 159 u. 160) die zwei Spermazellen liefert. Zwischen der Einwanderung der generativen Zelle von der Peripherie in das Innere der vegetativen Zelle und ihrer Teilung in die beiden Spermazellen verschwindet die Vakuole im Pollenkorn (Abb. 156—158).

Die reife Mikrospore ist kurz vor ihrer Entlassung aus der Anthere wie bei allen Centrospermen (vgl. Brewbaker 1967) dreikernig (Abb. 163) und führt beträchtliche Mengen Reservestoffe mit sich, die oft das Studium der Spermazellen und des vegetativen Kernes unmöglich machen. Zur Ausgliederung einer Prothalliumzelle kommt es nicht (s. Billings 1934, über *Atriplex hymenelytra*, und vgl. ferner Mc Lean & Ivimey-Cook 1956, II: 1376). Der polyforate Pollen, ein Charakteristikum vieler Chenopodiaceae, besitzt etwa 30 Poren. Allerdings treten unter den Pollenkörnern Größenunterschiede auf (Oksijuk berichtet 1927 über gleiche Befunde bei *Beta*). Ob zwischen Pollengröße und Porenzahl ein Zusammenhang besteht, habe ich nicht geprüft (vgl. Fellenberg 1966).

Nach Cooper (1935) soll der vegetative Kern des Chenopodiaceen-Pollenkorns bald degenerieren, so daß bei der Keimung nur die Spermazellen im Pollenschlauch vorzufinden seien. Ich habe den vegetativen Kern gelegentlich an der Spitze des Pollenschlauchs ausmachen können (Abb. 238). Er hatte an Chromasie eingebüßt und besaß keinen Nucleolus mehr.

2. Entwicklung und Bau der Samenanlage, der Makrosporen und des weiblichen Gametophyten

a) Die Entwicklung der Makrosporen

Wenn die Karpelle die Samenanlage noch nicht überragen, werden an der Spitze der letzteren ein oder zwei (seltener bis zu sechs) subepidermale

primäre Archesporzellen erkennbar. Der Zeitpunkt für deren Entstehung ist so für alle Blüten von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* übereinstimmend festgelegt. Hingegen ist der Ablauf der Mikrosporogenese, da das Staubblatt einmal gefördert und ein andermal unterdrückt wird, recht variabel und gestattet deshalb nur eine grobe Koordinierung mit der Entwicklung bestimmter Blütenorgane.

Eine primäre Archesporzelle in der späteren Prophase ist in Abb. 167 dargestellt. Sehr früh, nämlich schon bevor die Integumente angelegt werden, teilt sie sich periklin unter Abgabe einer Deckzelle zur Spitze des Nucellus hin und einer darunterliegenden sekundären Archesporzelle (= Makrosporenmutterzelle, MMZ. Abb. 172, 173). Bald darauf macht die Deckzelle eine Antiklinalteilung durch, wobei zwei Deckzellen gebildet werden (Abb. 171).

Die bisher beschriebene Teilungssequenz läuft sehr rasch ab, wird fast immer eingehalten und gewöhnlich abgeschlossen, sobald die Karpelle die Samenanlage übergipfeln und bevor die Krümmung der letzteren einsetzt. Bei den Blüten höherer Ordnung kann die Abgabe der Deckzelle in Ausnahmefällen bis zu dem Zeitpunkt unterbleiben, wenn das Ovar fast geschlossen ist und die Integumente angelegt werden. Solche primären Archesporzellen vergrößern sich stark und nehmen ein MMZ-ähnliches Aussehen an (Abb. 246). Ihr weiteres Schicksal habe ich wegen der Seltenheit ihres Auftretens nicht verfolgen können, nehme aber an, daß sie sich entweder unter Bildung einer Deckzelle doch noch teilen oder daß — viel wahrscheinlicher — die ganze Samenanlage abortiert. Ich habe jedenfalls niemals weiterentwickelte deckzellose Nucelli gefunden, wie sie von Souèges (1934b: 74) für *Sagina procumbens* und von Rocén (1927: 95) ausnahmsweise für *Gypsophila perfoliata* angegeben werden (vgl. auch Dahlgren 1927 b: 374).

Die erste Teilung der Deckzelle scheint immer antiklin zu sein. Sie erfolgt entweder in der Medianebene der Samenanlage, wodurch auf medianen Längsschnitten 2 nebeneinanderliegende Deckzellen angetroffen werden (Abb. 171), oder sie vollzieht sich etwa senkrecht zu dieser Ebene, so daß in Medianschnitten nur eine der beiden übereinanderliegenden Deckzellen beobachtet werden kann (Abb. 169).

Die Anlegung der beiden Integumente an der noch atropen Samenanlage durch eine Periklinalteilung in der Epidermis kommt erst zustande, wenn die Höhlung des Fruchtknotens beinahe geschlossen ist (Abb. 169 u. 171). Zuerst wird das innere Integument in Form eines Ringes um den Nucellus angelegt; die Ausbildung des äußeren geschieht etwas später. Beide Integumente sind 2schichtig. Sie wachsen mit zweischneidig segmentierenden Scheitelkanten und sind rein epidermalen Ursprungs. Die Integumentbildung auf der adaxialen Seite der Samenanlage eilt der auf der abaxialen voraus, so daß sich die Samenanlage bald nach hinten, zur Abstammungsachse hin krümmt.

Sind 2 oder mehr Archesporzellen vorhanden, so konkurrieren diese eine Zeitlang miteinander (Abb. 171 u. 176); doch bei der Anlegung des äuße-

ren Integuments hat meist eine die Übermacht gewonnen. Vielfach trifft man auf ältere Nucelli, die 3 oder 4 hintereinandersitzende, große Archesporzellen aufweisen. Zur Makrosporenmutterzelle wird immer diejenige, die dem mikropylaren Pol am nächsten sitzt. Die darunterliegenden verlieren allmählich an Kraft, sind jedoch noch sehr lange nachzuweisen (Abb. 189). Gelegentlich können allerdings auch diese fertil werden, wodurch es zur Ausbildung von mehr als einem Embryosack (meist zwei) im selben Nucellus kommt. Ist dies der Fall, dann sind diese Embryosäcke immer gleichaltrig und im selben Entwicklungsstadium.

Abb. 175 zeigt eine Makrosporenmutterzelle. Ihr Kern, der seinem Volumen nach die Kerne der Nucelluszellen um ein Vielfaches übertrifft, befindet sich in der Prophase der ersten Reifeteilung. In Abb. 169 sehen wir eine MMZ im Verlauf der Synizesis, darüber eine Deckzelle, die sich auf die Teilung vorbereitet. Wenn der Nucellus mit dem Funiculus einen annähernd rechten Winkel bildet, also bei hemitroper Gestalt der Samenanlage, durchläuft der Kern der MMZ gewöhnlich die Diakinese. Die Abb. 168 und 177 zeigen eine MMZ in früher Diakinese mit 9 Bivalenten; ihr Nucleolus hat sich noch nicht aufgelöst.

In seltenen Fällen krümmt sich die Samenanlage wenig, so daß, bevor sie hemitrop geworden ist, schon ein 1kerniger Embryosack angetroffen werden kann (Abb. 211). Derartige Samenanlagen sind zuletzt durch ihre hemitrop-kampylotrope Gestalt gekennzeichnet (Abb. 91), die für die Chenopodiaceae an sich untypisch ist, bei den Basellaceae und manchen Phytolaccaceae (z. B. *Rivina*, *Phytolacca* u. a.) jedoch die Regel darstellt. *Ch. capitatum* hat demnach zweierlei aufrechte Samen: solche, die aus einer anatrop-kampylotropen (diese sind die häufigeren), und andere, die aus einer hemitrop-kampylotropen Samenanlage (der seltenere Fall) hervorgehen. Blüten mit waagerechten Samen habe ich, wenn auch selten, ebenfalls beobachtet.

Zwischen der Diakinese und der RT II in der MMZ teilen sich die Deckzellen oft periklin, so daß über der MMZ zwei Deckzellschichten entstehen (Abb. 177 u. 182). Die Nucellusepidermis ist dagegen noch einschichtig. Die Abb. 180 und 181 mit zwei MMZ zeigen eine frühe und eine fortgeschrittene Metaphase der RT I in Polansicht mit n = 9 Chromosomen. Die Spindel liegt bei der normal ablaufenden 1. Reifeteilung immer in der Längsachse des Nucellus (Abb. 178, 179 u. 183). Im Dyadenstadium sind zwei ungleich große Zellen vorhanden, eine kleinere, mikropylare Zelle, meist mit kleinem Kern und kompaktem, sich stark färbendem Plasma, und eine größere, chalazale mit größerem Kern und oft lockerem, mit kleinen Vakuolen versehenem Plasma, das sich heller anfärbt (Abb. 182 u. 184). Zwischen den Dyadenzellen wird eine feste Zellwand gebildet.

Es folgt eine kurze Interkinese, während welcher sich der Kern der chalazalen Dyade etwas vergrößert, bevor die zweite Reifeteilung einsetzt (Abb. 184). Die chalazale Dyadenzelle eilt der mikropylaren in der Teilung fast immer voraus (Abb. 186—189) — zum mindesten werden beide Zellen gleich-

zeitig von der Teilung erfaßt (Abb. 185). Für gewöhnlich teilt sich aber überhaupt nur die chalazale Dyadenzelle vollständig. Auch diese Teilung ist ungleich, die chalazale Makrospore ist größer (Abb. 189—191). In der mikropylaren Dyadenzelle erfolgt normalerweise keine Cytokinese, wenn nicht auch die Karyokinese unterbleibt. Hin und wieder findet allerdings eine Kernteilung statt (Abb. 185—190).

Als Endprodukt der Meiose werden so fast immer drei Zellen gebildet: eine Dyadenzelle mit ein oder zwei freien Kernen und zwei Makrosporen. Sehr selten kann sich die mikropylare Dyadenzelle unter Bildung einer Zellwand schließlich doch teilen. Da die Teilungsspindel immer senkrecht oder etwas schräg zur Längsachse des Nucellus liegt, erhalten wir in dem Fall eine T-förmige Tetrade.

Am Ende der Reduktionsteilung ist die Samenanlage wie während der Diakinese (Abb. 168) immer noch hemitrop gekrümmt. Die mikropylaren Makrosporen bzw. die Dyadenzelle samt der einen angrenzenden Makrospore bleiben relativ lange erhalten — ich habe Hunderte von Schnitten gesehen, die den Abb. 192 u. 193 glichen —, bis sie doch früher oder später zugrunde gehen. Zum Embryosack wird immer die chalazale Makrospore. Nur einmal (Abb. 191) fand ich eine vergrößerte, mikropylare Dyadenzelle, die mit der chalazalen Makrospore konkurrierte.

Die Bildung von einer Dyadenzelle und zwei Makrosporen durch Ausbleiben der Wandbildung in der mikropylaren Dyadenzelle wurde bei vielen Centrospermen-Familien beschrieben (vgl. Rocén 1927, Mauritzon 1934, Puri & Singh 1935). Eine tabellarische Zusammenfassung dieser Familien ist bei Puri & Singh (1935: 904) wiedergegeben. Auch die Didiereaceae (Rauh & Reznik 1965: 173 und Abb. 91, IV, p. 172) zeigen diese Erscheinung. Die Tendenz, die Wandbildung in der mikropylaren Dyadenzelle ausfallen zu lassen, ist bei den Centrospermen also recht ausgeprägt.

Der fertige 8kernige Embryosack entsteht aus der chalazalen Makrospore in drei Teilungsschritten nach dem *Polygonum*-Typ (Normal-Typus), wie dies bei 78 % aller untersuchten Angiospermen der Fall sein soll (Davis 1966).

b) Die Keimung der Makrospore und der erste Teilungsschritt

Der Kern der jungen Makrospore befindet sich etwa in der Mitte der Zelle, ihr Plasma ist nahezu homogen. Bald keimt die Makrospore, indem sie sehr häufig an ihrem mikropylaren Pol eine Vakuole bildet; dadurch verlagert sich der Kern zum chalazalen Pol hin. Mit der Zeit vergrößert sich die Vakuole und kann ein beträchtliches Ausmaß erreichen (Abb. 192—194). Später erscheinen am chalazalen Pol der Makrospore etliche kleine Vakuolen, die in eine größere zusammenfließen. Diese nimmt schnell an Umfang zu, und der Kern wandert nun in die Mitte der Zelle bzw. wird von der Vakuole dorthin gedrängt (Abb. 194—196). Die beiden Vakuolen werden annähernd gleich groß, sind dann sehr auffallend und mit einem farblosen Zellsaft prall gefüllt

(Abb. 196). Häufig ist die mikropylare Vakuole auch etwas größer. Seltener können beide Vakuolen etwa gleichzeitig erscheinen, an jedem Ende der Makrospore eine. Das Plasma der Zelle wird dichter und sehr chromophil. Damit haben wir den 1kernigen Embryosack vor uns.

Einmal habe ich in einem Nucellus zwei nebeneinanderliegende Makrosporen gefunden, die sich beide zu Embryosäcken entwickelt hatten (Abb. 197). Dieser Fall ist von gewissem Interesse, weil die beiden Makrosporen durch eine für *Ch. capitatum* atypische Längsteilung in der chalazalen Dyade entstanden sein müssen. Vorn ist noch die degenerierende Dyadenzelle zu sehen, deren Kern sich auf die schon beschriebene Weise geteilt hat, ohne daß es zu einer Zellteilung gekommen wäre.

Die Bildung der beiden ausgeprägten Vakuolen (Abb. 196) kündigt das Nahen der ersten Mitose an. Derweil hat sich die Samenanlage fast vollständig gekrümmt. Sie ist jetzt anatrop-kampylotrop geworden, und die lebhaften Antiklinalteilungen in der Epidermis auf der konvexen Seite des Nucellus deuten darauf hin, daß der Krümmungsvorgang noch nicht abgeschlossen ist. Das längere, innere Integument hat die Nucellusspitze erreicht und überragt sie bereits. Das äußere kann zu diesem Zeitpunkt an seinem Ansatz in der chalazalen Region 3schichtig sein, wie Abb. 244 für ein älteres Stadium veranschaulicht. Jetzt beginnen sich auch die Epidermiszellen des Nucellus periklin zu teilen, wobei die Zellen an den Flanken desselben etwas früher von der Teilung erfaßt werden als diejenigen an der Spitze.

Der Kern des 1kernigen Embryosacks teilt sich mit einer Spindel, die parallel oder etwas schräg zur Längsachse des Embryosacks liegt (Abb. 198 bis 200). Ich habe nicht die geringste Andeutung einer Wandbildung, die von manchen Autoren beschrieben wurde (vgl. Schnarf 1929: 121), zwischen den beiden Kernen des 2kernigen Embryosacks wahrnehmen können. Die zwei so entstandenen, meist gleich großen Kerne — der primäre mikropylare und der primäre chalazale Kern — wandern an die beiden Pole des Embryosackes (Abb. 201—203). Ob sich die Kerne aktiv zu den entgegengesetzten Polen hinbewegen oder ob die Vakuolen bei diesem Vorgang auch eine Rolle spielen, vermag ich nicht zu beurteilen. Jedenfalls verschwindet die mittlere Protoplasmabrücke, die die beiden Vakuolen des 1kernigen Embryosacks trennte, bald. Der fertige 2kernige Embryosack weist damit eine einzige, große, zentral gelegene Vakuole auf (Abb. 203).

Das innere Integument ragt jetzt deutlich über den Nucellus hinaus. Seine Spitze beginnt, wie dies bei den Centrospermen üblich ist, sich durch Zellteilungen keulenartig zu verdicken. Es kommt zur Bildung eines Endostoms. Zudem wird am chalazalen Ende der Samenanlage zwischen dem äußeren und dem inneren Integument eine für die Centrospermen (inklusive Didiereaceae) und Cactaceae charakteristische Luftspalte sichtbar (vgl. das embryologische Diagramm der Centrospermen in Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 1964: 80). Die Deckzelle teilt sich nochmals — sie wird jetzt 3schich-

tig —, und auch die Epidermis des Nucellus sowie seitliche Partien desselben, die seitlichen Zwischenlagen zwischen dem Embryosack und der Epidermis, erfahren weitere Teilungen (Abb. 203).

c) Der zweite Teilungsschritt

Der 2kernige Embryosack nimmt an Größe beträchtlich zu, ehe sich seine beiden Kerne gleichzeitig teilen, um den 4kernigen Embryosack zu bilden. Die Spindeln sind bei den wenigen Beispielen, die ich fand, senkrecht oder etwas schräg zur Längsachse des Embryosackes ausgerichtet (Abb. 204), und zwar so, daß transversale Schnitte der Samenanlage jeweils 2 nebeneinanderliegende Kerne an beiden Polen des Embryosackes zeigen. In medianen Längsschnitten liegen die beiden Kerne dagegen übereinander (Abb. 205). Alle 4 Kerne des Embryosacks sind gleich groß.

In diesem Entwicklungsstadium tritt das vom inneren Integument gebildete Endostom sehr deutlich in Erscheinung. Die Spitze des faustartig verdickten inneren Integuments ist 3—4 Zellagen dick.

d) Der dritte Teilungsschritt und die Ausdifferenzierung des fertigen Embryosackes

Die dritte und letzte Mitose vollzieht sich ebenfalls in allen 4 Kernen synchron. Leider konnte ich die Teilung selbst mit den Teilungsspindeln nur zweimal beobachten; andere Schnitte zeigten den unmittelbaren Anfang oder das Ende der Teilung. Die Angaben von Schnarf (1929: 123) betreffs der Teilungsspindeln kann ich bestätigen. Die 2 mikropylaren Spindeln waren auch bei meinen Präparaten „in rechtem Winkel zueinander gestellt", während die Spindeln der sich am chalazalen Pol teilenden Kerne keine konstante Orientierung zueinander aufwiesen (Abb. 206 u. 207).

Bezüglich der Frage, „ob beliebige Kerne die einzelnen Zellen des fertigen Embryosacks bilden oder ob bestimmte Kerne auch bestimmte Zellen bilden" (Schnarf 1929: 127), zeigt Abb. 207 geringfügige Größenunterschiede zwischen den entstandenen 8 Kernen. Von den am mikropylaren Pol befindlichen 4 Kernen sind die beiden vorderen etwas kleiner als die beiden hinteren. Die ersteren werden sicher die 2 Synergiden liefern; dafür spricht auch ihre Stellung. Demnach sind in diesem Falle die Synergidenkerne Schwesterkerne. Von den beiden größeren Kernen wird der der Mikropyle am nächsten liegende zur künftigen Eizelle gehören und der darüberliegende den vorderen Polkern bilden. Somit sind der Ei- und der vordere Polkern ebenfalls Schwesterkerne. Entsprechend werden die der Chalaza am nächsten liegenden 3 Kerne zu Antipoden und der davorliegende Kern zum hinteren Polkern.

Wie aus der obigen Abbildung hervorgeht, unterscheidet sich der junge 8kernige Embryosack, was seine Form anlangt, vom 4kernigen überhaupt nicht; er besitzt die übliche große, zentral gelegene Vakuole. Bemerkenswert ist, daß die Reste der degenerierenden Makrosporen in der Mikropylargegend über dem

Embryosack immer noch eine sehr auffällige schwarze Kappe bilden. Nach Schnarf (1929: 117) sind die Makrosporenreste beim 4kernigen Embryosack „nur mehr unbedeutend oder fehlen ganz". Bei *Ch. capitatum* sind sie dagegen nach meinen eigenen Beobachtungen oft sogar noch beim fast befruchtungsreifen Embryosack sichtbar (Abb. 208).

Die Zellbildung im jungen 8kernigen Embryosack erfolgt annähernd simultan. Der Vorgang verläuft sehr rasch (vgl. hierzu Schnarf, 1929: 125, und Steffen, 1951: 179, 194 ff.). Über den genaueren Hergang der Wandbildung (z. B. das Vorkommen von Zellplatten usw.) kann ich nichts Präzises aussagen. Abb. 170 illustriert einen 8kernigen Embryosack kurz nach der Zellbildung. Die 3 Zellen des Eiapparats und die 3 Antipodenzellen stellen die beiden Pole des Embryosacks dar, die durch eine die 2 Polkerne enthaltende, große, mittlere Zelle, die Zentralzelle, getrennt werden. In etwas älteren Stadien weisen die beiden Synergiden kleine Vakuolen auf. Deren Differenzierungswachstum ist also schon zu einer Zeit im Gange, wenn Eizelle und Antipoden noch homogenes Plasma besitzen (vgl. jedoch die anderslautenden Angaben von Davis, 1966: 21).

Im Laufe der weiteren Entwicklung strecken sich die Synergiden und die Eizelle beträchtlich. Die fertige Eizelle überragt für gewöhnlich die beiden Synergiden. Der chalazale Polkern wandert auf den mikropylaren Pol zu und nimmt seinen Platz neben dem vorderen Polkern ein, beide häufig dicht über der Eizelle gelegen. Die Antipoden vergrößern sich ebenfalls. Damit ist der befruchtungsreife Embryosack hergestellt.

Einmal fand ich auch eine Samenanlage mit einem gespaltenen Nucellus. Jede Hälfte trug einen normalen 8kernigen Embryosack (Abb. 92).

Besonders an jungen, aber auch an voll entwickelten Synergiden sind sehr oft hakenförmige Leisten zu finden (Abb. 209); einen Fadenapparat oder eine Synergidenkappe konnte ich jedoch nicht feststellen (Näheres über diese Einrichtungen bei Schnarf 1929, Dahlgren 1928 und 1938, Fagerlind 1943 u. a.). Hakenleisten wurden unter den Chenopodiaceae bei *Ch. album* (Bhargava 1936), *Arthrocnemum indicum, Ch. ambrosioides, Ch. murale, Kochia scoparia* und *Suaeda fruticosa* (Mahabale & Solanky 1953 und 1954), außerdem bei folgenden weiteren Centrospermenfamilien und Verwandten festgestellt: Amaranthaceae, Nyctaginaceae, Phytolaccaceae, Aizoaceae, Caryophyllaceae, Cactaceae (vgl. die Liste bei Dahlgren, 1928 und 1938) und Didiereaceae (Rauh & Schölch 1965: 175).

Die ausgewachsenen Synergiden von *Ch. capitatum* gehören dem „birnförmigen Typ" von Schnarf (1941: 168) an. Sie besitzen an ihrem chalazalen Ende eine große Vakuole, dazu gesellt sich manchmal eine zweite, kleinere am mikropylaren Ende. Der Kern befindet sich, von der Mikropyle aus betrachtet, im ersten Drittel der Zelle. — Die fertig ausgebildete Eizelle ist ebenfalls birnförmig und weist eine große, mikropylare Vakuole auf. Gelegentlich kommt es zu Hakenbildung (Abb. 209 und 218). An ihrem besonders großen Kern ist sie

leicht erkennbar. Sie zeigt nach der Befruchtung kein auffallendes Längenwachstum mehr, wie es für gewisse andere Familien beschrieben wurde (Schnarf 1941: 168). Das Plasma rund um den Kern ist dicht und läßt keine Vakuolen erkennen; der große Eikern ist also in homogenes Plasma eingebettet. Die Lage der Eizelle und die der verschmelzenden Polkerne im Embryosack ist etwas variabel. Man vergleiche die Abb. 208 und 229 (s. auch Dahlgren 1927 a, Steffen 1951 und Hamann 1966).

Die Polkerne, der Eikern und alle übrigen Kerne des reifen Embryosackes zeichnen sich durch je einen großen Nucleolus aus. Mehr als ein Kernkörperchen habe ich bei ihnen niemals beobachtet. Dahingegen habe ich zweimal in einer Makrosporenmutterzelle 2 Nucleolen im selben Kern angetroffen (Abb. 174).

Weder der junge noch der befruchtungsreife Embryosack führen Stärke, die indessen unter den Chenopodiaceae bei *Ch. album* (Bhargava 1936) nachgewiesen wurde. Über das Vorkommen von Stärke in den Embryosäcken einiger Vertreter der Centrospermen gibt Dahlgren (1927 c) Auskunft.

e) Der Verschmelzungsvorgang der Polkerne

Die Verschmelzung der Polkerne erfolgt langsam (Abb. 220—223) und wird kurz bevor der Pollenschlauch eintrifft, seltener zur Zeit der Befruchtung eingeleitet. Nach der Vereinigung der beiden Kerne bleibt auf ihrer Oberfläche an der Verschmelzungsstelle für einige Zeit eine den Kern umlaufende Ringfurche bestehen (Abb. 223). Nicht selten wird bei der Verschmelzung auch Plasma vom Embryosack mit eingeschlossen (Abb. 233—236). Es kommt zur Bildung einer Vakuole, die sehr lange im sekundären Embryosackkern erhalten bleiben kann (Abb. 236). Eine ausführliche Schilderung dieser Prozesse findet sich bei Steffen (1951). Den eigentlichen Verschmelzungsvorgang der Nucleolen beider Polkerne konnte ich trotz Durchsicht eines umfangreichen Materials nicht beobachten.

3. Die Bestäubung, die Keimung des Pollenkorns und die doppelte Befruchtung

Ch. capitatum und *Ch. foliosum* werden stets von Blattläusen (Aphiden), hin und wieder auch von Wanzen heimgesucht, die bei der Bestäubung zweifellos eine Rolle spielen (vgl. Knuth 1899, II: 342); dennoch sind sie wahrscheinlich hauptsächlich windblütig. Die Pollenkörner keimen an der papillösen Narbe, die ein zähes Sekret absondert, dessen Reste zusammen mit den darin festgehaltenen, leeren Mikrosporenhüllen noch lange nach der Befruchtung nachgewiesen werden können.

Die Keimung der Pollenkörner vollzieht sich stets monosiphon. Der Weg des ektotrophen Pollenschlauchs führt zwischen den Narbenpapillen hindurch und durch den Luftraum zwischen Griffelansatz (als schwacher Obturator ausgebildet) und Samenanlage an diese letztere heran (Abb. 321). Entgegen den Aussagen von Rutishauser (1969: 57) für Pollenschläuche im allgemeinen

ist der Pollenschlauch bei *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* imstande, erhebliche Lufträume zu überbrücken, wobei er auf seinem Wege häufig Kallosepfropfen bildet (Abb. 239 und 240). Diese färben sich mit Fastgreen grün an. Die Pfropfenbildung erfolgt nach dem „Ringblenden-Typus", der von Müller-Stoll & Lerch (1957: 308) am Beispiel von *Lagenaria vulgaris* beschrieben wurde.

Vom Scheitel der Samenanlage wächst der Pollenschlauch meist seitlich zwischen Samenanlage und Ovarwand in enger Berührung mit der Oberfläche dieser Gebilde bis an die Basis der Samenanlage und direkt in die Mikropyle, welche zu dieser Zeit den Fuß des Funiculus fast berührt (Abb. 321). Leithaare am Grunde des Ovars, wie sie im allgemeinen bei den Phytolaccaceae oder auch bei den Basellaceae (Rocén 1927) und Didiereaceae (Rauh & Schölch 1965), bei *Tetragonia* (Aizoaceae) u. a. vorkommen, habe ich bei den Chenopodiaceae nicht wahrgenommen. Die Fruchtknotenwandung besitzt keine auffälligen Partien, die als Pollenschlauch-Leitungsgewebe angesprochen werden könnten. Der Pollenschlauch ernährt sich vermutlich von den geringfügigen Zellabsonderungen, die zur Zeit der Befruchtung die Ovarwand mit einem schwachen Film überziehen.

Der in die Mikropyle gelangte Pollenschlauch wächst durch die Nucelluskalotte und rückt allmählich in tieferliegendes Gewebe vor. Die zentrale Vorderpartie des Nucellus weist, an Medianschnitten durch die Samenanlage erkennbar, schon vor der Befruchtung zwei Reihen sehr plasmareicher Zellen auf, die durch ihre dunkle Färbung auffallen und die auch noch nach der Befruchtung nachgewiesen werden können (Abb. 306). Zwischen diesen Zellen hindurch dringt der Pollenschlauch in den Nucellus ein und platzt, sobald er im Embryosack angelangt ist.

a) Die doppelte Befruchtung

Die doppelte Befruchtung habe ich insgesamt etwa 20mal beobachten können. Leider waren alle meine Schnitte mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt, einer Färbung, die nach Meinung vieler Autoren (vgl. Dahlgren 1927 a, Steffen 1951 und Hamann 1966) für diesen Zweck nicht gerade die günstigste ist, da sich das Cytoplasma des Pollenschlauchs im Embryosack sehr dunkel anfärbt. Dadurch wird die kritische Beurteilung der Vorgänge erheblich erschwert.

In den meisten Embryosäcken mit vollzogener Befruchtung war eine der beiden Synergiden im Absterben begriffen oder fast völlig zerfallen (Abb. 213). Nicht immer konnte ich die Reste des dünnen Pollenschlauchs, wie in Abb. 229, vor dem Eiapparat ausmachen, ein Beweis für seine Hinfälligkeit, die bei den Chenopodiaceae allgemein die Regel zu sein scheint. Bei *Ch. foliosum* ist der Pollenschlauch allerdings manchmal noch bis zum 4zelligen Embryo vorhanden.

Nach soeben erfolgter Befruchtung enthält der Rest des Pollenschlauchs 2—3 X-Körper (Abb. 229). Daß diese das abgestreifte Plasma der Spermazellen darstellen, wie jüngst in einer elektronenmikroskopischen Untersuchung vermutet wurde, ist wohl sehr unwahrscheinlich. Dagegen sprechen neben der plasmatischen Vererbung auch andere Tatsachen (vgl. z. B. die Befunde von Richter-Landmann, 1959).

Oft habe ich die männlichen Gameten im Pollenschlauch vorgefunden (Abb. 209, 237 u. 238). Zuweilen entdeckte ich in ihrer Nähe den vorausgehenden, sehr schwach chromophilen vegetativen Kern (Abb. 238). Die Spermazellen scheinen einen gewissen Abstand voneinander zu bewahren. Sie besitzen mehr ovale als kugelige Gestalt und sind viel kleiner als der Nucleolus der Eizelle bzw. der des sekundären Embryosackkernes (Abb. 229). Größenunterschiede zwischen den beiden Spermazellen konnte ich nicht feststellen. Die Spermakerne weisen eine korkenzieherartige Musterung auf und sind von einem hyalinen, nicht chromophilen Cytoplasmabelag umgeben, der von Gerassimova-Navashina (1957) als „Nimbus" bezeichnet wurde (vgl. ferner Steffen, 1951 u. 1953).

Im Embryosack habe ich die Spermazellen entweder am Kern der Eizelle oder am vorderen Polkern eng anliegend gefunden (Abb. 218, 225, 226 u. 229). Hin und wieder sah ich sie in weibliche Kerne eingeschlossen (Abb. 224 und 217). Stadien, die die männlichen Gameten auf ihrem Weg zu den weiblichen Kernen zeigen (Abb. 214), sind sehr selten. Die Befruchtung erfolgt zu einem Zeitpunkt, wenn beide Polkerne zwar dicht aneinanderliegen, aber noch nicht vollständig miteinander verschmolzen sind (Abb. 229 u. 225). Abb. 218 zeigt eine Spermazelle, die sich kurz zuvor an den Eikern gelegt hat. Wie lange die Zelle so verharrt und wie sie in den Eikern gelangt, kann ich nicht mit Sicherheit sagen. Ein „Hineinsinken" des männlichen Kernes in den weiblichen, wie es von Richter-Landmann (1959) für *Impatiens* beschrieben wurde, scheint mir auch bei *Ch. capitatum* wahrscheinlich zu sein (s. Abb. 224). Genauere Angaben finden sich bei Gerassimova (1933), Gerassimova-Navashina (1957), Richter-Landmann (1959), Steffen (1951) u. a.

Die Eintrittsstelle der Spermazelle in den Eikern befindet sich entweder seitlich oder am apikalen Pol desselben. Der letztere wird bevorzugt (vgl. Steffen 1951: 228), so daß die Eintrittsstellen in die Eizelle und in den Zentralkern bzw. vorderen Polkern einander zugekehrt liegen (Abb. 213, 214 u. 229). In keinem meiner Schnitte habe ich zwischen der befruchtungsreifen Eizelle und dem sekundären Embryosackkern irgendeine spindelähnliche Strukturierung des dicken Cytoplasmastranges wahrgenommen, die zu der Annahme hätte führen können, daß zwischen diesen beiden Kernen eine gegenseitige Beeinflussung bestehe, wie sie Gerassimova-Navashina bei *Crepis capillaris* feststellte (1957: 160 ff. und Fig. 10, 11).

Die Eizelle wird von einer der beiden Spermazellen zuerst erreicht, die andere trifft etwas später auf den Embryosackkern (den vorderen Polkern). Die

Befruchtung wird demgemäß zuerst in der Eizelle eingeleitet (Abb. 214), wird aber auch in unserem Fall im Endospermkern früher abgeschlossen als in der Eizelle (Abb. 217). Die angeführte Abbildung zeigt die Eizelle und den darüberliegenden sekundären Embryosackkern. Beide enthalten den Nucleolus des hineingelangten und ins Ruhestadium getretenen männlichen Gameten. Die Nucleolen der männlichen Gameten in den beiden weiblichen Kernen unterscheiden sich von denen der weiblichen Kerne selbst nicht nur durch die Größe — der männliche Nucleolus ist viel kleiner —, sondern auch durch die Farbe. Sie werden mit der Hämatoxylin (Heidenhain)-Färbung bräunlichschwarz gefärbt; die Nucleolen der weiblichen Kerne färben sich dagegen tiefschwarz an. Bezüglich der Gefahr einer Fehldeutung hinsichtlich schon stattgefundener oder noch nicht vollzogener Befruchtung, beurteilt allein nach der Vermehrung der Nucleolen im Eikern oder im sekundären Embryosackkern, verweise ich auf Steffen (1951: 202 u. 236).

Aus meinen Abbildungen 214, 213, 229, 218 und 217 geht hervor, daß die Befruchtung bei *Ch. capitatum* dem „prämitotischen Typ" von Gerassimova-Navashina (1957: 163) folgt (s. auch Poddubnaja-Arnoldi 1964: 183 und Haustein 1967: 440). Bei diesem Typus soll nach Gerassimova-Navashina (1957: 161 ff.) das Spermium die weibliche Zelle, die zur Zeit der Befruchtung immer im Ruhestadium verharrt, für gewöhnlich während eines unvollständigen mitotischen Zyklus erreichen. Nach Aussagen der Autorin vollendet es dann unter dem Einfluß des ruhenden weiblichen Kerns seine unvollkommene Mitose und geht erst, nachdem es in den weiblichen Kern eingedrungen ist, selbst in den Ruhezustand über. Die bis dahin in Ruhe verharrende Eizelle gibt — durch das aktive Cytoplasma des Spermiums angeregt — ihr Ruhestadium auf. Nun setzt in der Zygote ein neuer Mitosezyklus ein, der den Anfang der Embryogenese markiert.

Bei *Ch. capitatum* scheint allerdings gelegentlich auch der „intermediäre Typ" vorzukommen. Über die Einzelheiten der Kernverschmelzung und zwecks weiterer Ausführungen vergleiche man die umfangreichen Literaturangaben bei Gerassimova-Navashina (1957) und Steffen (1951). Als einigermaßen sicheres Indiz der bereits eingetretenen Befruchtung möchte ich, abgesehen von Pollenschlauchresten, zerstörten Synergiden und dem Vorhandensein der Spermazellen selbst, auch das Auftreten sehr vieler kleiner Vakuolen („Bläschen") im Plasma der Zygoten, namentlich bei älteren Zygoten, nennen.

Mehrere Male habe ich in den Synergiden befruchteter Embryosäcke farblose Aushöhlungen beobachtet, die von manchen Autoren als verlassene Spermaräume gedeutet worden sind. Ob sie das tatsächlich darstellen oder ob es sich hier um Artefakte handelt, kann ich nicht entscheiden (s. hierüber bei Dahlgren 1927 a, Steffen 1951: 218).

Nach der Befruchtung geht nicht nur die vom Pollenschlauch getroffene, sondern auch die intakte, zweite Synergide zugrunde. Bei der ersten Teilung des Endospermkerns sind die desorganisierten Synergidenkerne manchmal noch

gut sichtbar (Abb. 230). Gegabelte, verzweigte Pollenschläuche, wie sie Cooper (1940, 1941, 1946) bei *Portulaca oleracea*, *Phryma leptostachya* und *Petunia* fand, treten im Embryosack weder bei *Ch. capitatum* noch bei *Ch. foliosum* auf (vgl. auch Maheshwari 1950: 189).

Eizellen besitzen gewöhnlich nur eine große, mikropylar gelegene Vakuole. Sehr selten können sie jedoch das Aussehen einer Synergide erhalten, in welchem Falle sie wie jene 2 Vakuolen aufweisen (Abb. 242). — Etliche Male konnte ich dispermische Befruchtung (Abb. 215 u. 219) und überzählige Spermazellen im Embryosack beobachten.

b) Die Ausgestaltung der Samenanlage

Zur Zeit der Befruchtung ist die aus Periklinalteilungen der Nucellusepidermis hervorgegangene Nucelluskalotte vorn etwa 4 Zellschichten stark. Die darunterliegende Zellpartie umfaßt 2—4 Schichten; es sind also bis zu 4 Deckzellagen vorhanden. Der Embryosack liegt demnach unter einer Decke von ungefähr 8 Zellschichten. Die Spitze des inneren Integuments, jetzt 4- bis 5schichtig, erreicht fast die Basis des Funiculus. Unsere Abb. 244 zeigt, daß die innere Schicht des inneren Integuments häufiger Zellteilungen aufweist als seine äußere Zellage. Auch die Außenschicht des äußeren Integuments teilt sich lebhaft radial. Nun erst erscheinen in ihren stärker vakuolisierten Zellen am Ansatz des Funiculus die ersten rötlichbraunen harzartigen Inhaltsstoffe. Sie werden in Form von kleinen Tröpfchen ausgeschieden und ordnen sich rund um den Kern an. Später wird der Kern von diesen Einlagerungen allseits umgeben und vielfach an die Außenwand gedrängt (Abb. 319). Im Unterschied zu *Ch. capitatum* sind die besagten Inhaltsstoffe bei *Ch. foliosum* schon zur Zeit des 2kernigen Embryosacks vorhanden. Die Luftspalte erreicht ihre maximale Größe kurz vor der Befruchtung und verschwindet dann rasch.

c) Das Schicksal der Antipoden

Nach der Befruchtung beginnt der Embryosack an Breite und noch mehr an Länge zuzunehmen; für den jungen Samen und für das Endosperm hat die Wachstumsperiode begonnen. Das Breiten- und Längenwachstum am mikropylaren Ende des Embryosacks wird in der Weise bewerkstelligt, daß der Nucellus allmählich durch das Plasma des Embryosacks und durch den Suspensor des Embryos zunächst bis zur Nucellusepidermis und später teilweise auch einschließlich derselben aufgelöst und resorbiert wird (s. auch Dambroise 1947, Maubritzon 1934). Am chalazalen Ende wird das Endosperm bei der Auflösung des darunterbefindlichen Nucellusgewebes vermutlich auch durch die auffallend langlebigen Antipoden unterstützt (ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei Nyctaginaceae. Vgl. Rocén 1927: 33). Allerdings stellen die Antipoden, wie die Abb. 208, 209, 229—232, 306 u. 210/2 zeigen, keine Antipodenhaustorien im Sinne von Schnarf (1929: 354) dar, denn durch bedeutendes Wachstum sind

sie nicht ausgezeichnet. Sie besitzen manchmal kleine Vakuolen und sind stets unter der dichten endospermalen Plasmaanhäufung keilförmig in das Nucellusgewebe eingebettet (Abb. 210/2). Zu Antipodenvermehrung kommt es nicht.

Der unmittelbar unter den Antipoden gelegene Zellkomplex ist kräftiger gefärbt als die übrigen Nucelluszellen rundum, und seine Kerne weisen überhaupt keine Nucleolen auf. Seine Zellen gleichen in Färbung und Beschaffenheit etwa jenen Zellen vorn im Nucellus, die unter dem Suspensor des Embryos liegen (Abb. 306).

Wenn das ganze nucleäre Endosperm zellig geworden ist und seine auflösende Tätigkeit eingestellt hat, wenn der Embryo seine radiäre Symmetrie aufgibt und die Kotyledonen angelegt werden, also zur Zeit der Bildung des eigentlichen Embryos im Sinne von Souèges, beginnen die Antipoden, sich allmählich rückzubilden. Sie werden zunehmend kleiner, sind jedoch zumindest bis zum Stadium des herzförmigen Embryos und manchmal noch darüber hinaus nachweisbar. Nach der Beschreibung von Dambroise (1947) scheinen die Antipoden bei *Ch. bonus-henricus* ebenfalls langlebig zu sein.

4. Die Weiterentwicklung der Integumente und die Bildung der Samenschale

Nach der Befruchtung sind lebhafte Antiklinalteilungen in der Außenschicht des äußeren Integuments und in der Innenschicht des inneren Integuments zu beobachten. Die Außenschicht des inneren Integuments fällt später besonders durch ihre langgestreckten, sehr vakuolisierten Zellen auf (Abb. 319). Zu einer Dickenzunahme der inneren Zellage des äußeren Integuments durch Periklinalteilungen, wie sie für *Beta* (Esau 1969: 457) angegeben wird, kommt es weder bei *Ch. capitatum* noch bei *Ch. foliosum*. Allerdings kann das äußere Integument wie bei *Dysphania* (Eckardt 1967 a) an seinem Ansatz in der Chalazagegend mehr als 2schichtig sein (Abb. 244). In Samenanlagen, deren Embryosäcke 5- bis 6zellige Embryonen enthalten (Abb. 244), haben die harzartigen Inhaltsstoffe in den Zellen des äußeren Integuments in der Funiculargegend an Stärke zugenommen. Sie erscheinen nun auch auf der adaxialen Seite der Samenanlage.

Einmal traf ich auf eine Samenanlage, deren Integumente keinerlei harzartige Einlagerungen aufwiesen. Diese waren vielmehr an den Rändern des Embryosacks und in den Nucelluszellen seiner Umgebung deponiert (Abb. 93/1). Sollte das ein Hinweis darauf sein, daß diese Stoffe Abbauprodukte des Embryosacks sind, die normalerweise in die Integumente abtransportiert werden?

Unsere bisherige Beschreibung trifft auch noch für Samenanlagen zu, die ungefähr 250zellige Embryonen enthalten, doch mit dem Unterschied, daß nun alle Zellen der Außenschicht des äußeren Integuments und der Innenschicht des inneren Integuments mit den genannten Inhaltsstoffen vollgestopft sind (Abb. 319). Auch eine ständige radiale Verbreiterung, insbesondere der zu-

letzt erwähnten Schicht, ist nicht zu übersehen. Diese Zellage ist in Samenanlagen mit Embryonen kurz vor Ausgliederung der Kotyledonen (Abb. 306) außerordentlich groß geworden. Nun tritt im Nucellus auch die erste Stärke auf. Die Außenschicht des inneren Integuments ist weitgehend zerdrückt, so daß ihre Existenz in Samenanlagen, die einen herzförmigen Embryo besitzen, überhaupt nur an günstigen Stellen nachgewiesen werden kann. Die Zellen am Ansatz des Funiculus im Bereich der Stelle, wo das Leitbündel der Samenanlage endigt, und die der Mikropylargegend sind mit auffallenden Einlagerungen (Gerbstoff?) versehen (Abb. 306). Bei Samenanlagen mit älterem herzförmigem Embryo ist schließlich die Außenschicht des inneren Integuments vollständig verschwunden (Abb. 318).

Im Laufe der weiteren Entwicklung verändert sich besonders die Außenschicht des äußeren Integuments ziemlich stark. Sie wird von außen nach innen laufend verstärkt, und die rötlichbraunen Inhaltsstoffe, die vorher einen schwammig-porösen Eindruck machten (Abb. 319), bilden jetzt solide, homogene Platten. Sie sprengen häufig die Querwände, so daß die Lumina von zwei oder drei benachbarten Zellen vereinigt werden. Ab und zu trifft man überraschenderweise in diesen Zellen noch aufgeblähte Zellkerne an (Abb. 318).

Der Nucellus wird von der derart ausgestalteten Samenschale durch eine stark lichtdurchlässige und deshalb hell erscheinende, dicke Cuticula, C_n (in meinen Abbildungen schwarz wiedergegeben), abgegrenzt, die nur den Chalazabereich, d. h. den Übergang von Perisperm zu Leitgewebe, freigibt (Abb. 305 u. 306). Diese Stelle, die Chalazaöffnung, wird wie oben bereits erwähnt, durch einen gerbstoffführenden Zellkomplex wie mit einem Pfropfen verschlossen. Eine zweite, jedoch viel dünnere Cuticula, C_1, ist auf der Oberfläche der Außenschicht des äußeren Integuments gut erkennbar. Von den bei Chenopodiaceen-Samen im allgemeinen bekannten drei Cuticularhäuten C_1, C_2 und C_n (vgl. Netolitzky 1926: 109) sind also bei *Ch. capitatum* nur zwei, C_1 und C_n, vorhanden; die mittlere Cuticula C_2 fehlt. Das soll nach Netolitzky (1926: 110), Artschwager (1927a) und Esau (1969: 457) auch für *Beta* zutreffen. *Ch. foliosum* verhält sich ebenso wie *Ch. capitatum* und *Beta*.

Wie bei *Ch. bonus-henricus* (Netolitzky 1926: 110) fehlen bei unseren beiden Arten die von Meunier (1890) als „Stalaktiten" bezeichneten, keilförmig in das Zellinnere gerichteten Markierungen; der Zellboden wird hingegen wie bei jenem verdickt. Auf die Bildung und den Bau der Samenschale bei den Chenopodiaceae wird bei Meunier (1890), Netolitzky (1926), Dambroise (1947), Mahabale & Solanky (1953—1954), Eckardt (1967a, über *Dysphania*), Wunderlich (1968) ... eingegangen.

5. Die Bildung des Endosperms

Ch. capitatum und *Ch. foliosum* sind wie alle Centrospermen durch den Besitz nucleären Endosperms ausgezeichnet. Der triploide Endospermkern (Abb. 228) teilt sich in der Regel vor der Zygote (Abb. 230, 231 u.

245), ein Verhalten, das nach Wardlaw (1968: 33) auf die schnellere DNS-Synthese im ersteren zurückzuführen sein soll. Die Teilungsspindel liegt in der Längsachse des Embryosackes. Das Auftreten ephemerer Zellplatten während der Telophase der Teilung (Schnarf 1929) habe ich nicht beobachtet.

Die Zygote teilt sich fast immer gleich nach dem Endospermkern (Abb. 230), so daß Embryosäcke mit 2 Endospermkernen sehr häufig 2zellige Embryonen beherbergen. Ausnahmsweise kann sie sich aber auch vor dem Endospermkern teilen, ja es kann sogar zu einer größeren Zahl weiterer Teilungen kommen. Unter solchen Umständen findet man nicht selten bis zu 60zellige Embryonen, die anscheinend normal gedeihen, ohne daß sich der Endospermkern auch nur einmal geteilt hätte. Dieser ist allerdings oft aufgebläht und trägt manchmal eine auffallende Vakuole (Abb. 227). Ein Fall mit 2 noch unverschmolzenen Polkernen und einem 10zelligen Embryo ist in Abb. 232 illustriert. Man vergleiche hierzu meine Mitteilungen zur Endospermentwicklung bei *Ch. foliosum.*

Die aus der ersten Teilung des befruchteten primären Endospermkerns hervorgegangenen beiden Kerne sind häufig etwas größer als die später folgenden. Sie weisen 2—3 Nucleolen auf (Abb. 245); interessanterweise zeigen auch die Kerne 2zelliger Embryonen des öfteren 2 Nucleolen (Abb. 253). Während sich der eine Endospermkern dicht über der Zygote aufhält, wird der andere durch die Teilungsspindel in die Chalazaregion gedrängt. Dabei teilt er sich unterwegs wie sein Partner in der Mikropylargegend, und erst wenn der Embryo etwa 4- bis 5zellig geworden ist und der Embryosack 8 Endospermkerne enthält, erreicht einer seiner Abkömmlinge den chalazalen Pol und nimmt dort seinen Platz vor den Antipoden ein (Abb. 244).

Inzwischen wird der Embryosack verlängert. Seine Wände werden nun allmählich mit Endospermkernen ausgekleidet, die sich auf dem Längsschnitt im Mittelabschnitt des Embryosacks als einschichtiger Wandbelag darbieten, die hingegen am mikropylaren Ende als endospermaler „Mikropylar-Apparat" und in der Chalaza oberhalb der Antipoden als „Basal-Apparat" (Schnarf 1929: 326) in größeren Ansammlungen auftreten. Der Plasmabelag ist vor allem im chalazalen Bereich dicker als an den übrigen Wänden des Embryosacks (Abb. 306), doch niemals in dem Maße wie bei einigen anderen Centrospermen, z. B. bei *Portulaca oleracea* (Rocén 1927: 66 u. Fig. 126, Cooper 1940).

Die Längenzunahme des Embryosacks wird durch das jetzt einsetzende Streckungswachstum der Nucelluszellen, das später noch erhebliche Ausmaße erreichen wird, beträchtlich gefördert. Anfangs teilen sich die Endospermkerne synchron, um jedoch, wenn der Embryosack an Größe stark zugenommen hat, diese Regelmäßigkeit aufzugeben. Dann verlaufen die Mitosen nämlich eher in Wellen, die sich vom mikropylaren Pol zur Chalaza hin fortpflanzen, so daß man vorn schon teilende Kerne, hinten, in der Chalazagegend, dagegen noch Ruhekerne (Interphasekerne) findet. Dieses Verhalten führt dazu, daß die Zahl der Endospermkerne von der bei gleichzeitiger Teilung erwarteten abweicht.

Aus den Tabellen 1 und 2 ist die Zahl der Endospermkerne bei der jeweiligen Embryo-Zellzahl zu entnehmen. Man vergleiche hierzu auch die Abb. 247—304, wo bei jedem dargestellten Embryo seine Zellzahl (Z) und die Zahl der Endospermkerne (E) notiert wurde. Meine diesbezüglichen Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen. Aus den noch unvollständigen Tabellen können wir folgendes entnehmen:

Tabelle 1. Entwicklung des Endosperms bei *Chenopodium capitatum*

Zellzahl des Embryos (Z)	Zahl der Endospermkerne (E)							
	1	2	4	8	16	20	S	m
2	1	100	11				112	2,2
3		1	3	1			5	4,4
4		34	56	11			101	3,8
5				4			4	8,0
6				51			51	8,0
7				63	3		66	8,4
8			13	27			40	6,7
10				1	1		2	12,0
12				17	16		33	11,9
14				1	33	1	35	15,9
16				1	1		2	12,0

S = Gesamtzahl der Beobachtungen
m = mittlere Zahl der Endospermkerne

Nur einmal beobachtet wurden:

Z	20	21	25	27	28	36	44	45	47
E	16	28	4	32	16	28	32	64	1
Z	48	68	74	113	119	120	124	153	165
E	1	64	64	64	116	66	66	132	120

1) Bei jeder der verwirklichten Embryo-Zellzahlen schwankt die Zahl der Endospermkerne geringfügig, was vielleicht auf den nicht ganz festgelegten Zeitpunkt der ersten Mitose hindeutet.

2) Die Teilung der Endospermkerne wird mit zunehmender Größe des Embryosacks asynchron. Dieses Verhalten erreicht seinen Höhepunkt beim zellig gewordenen Endosperm.

3) Das Endosperm wird in Embryosäcken mit etwa 170zelligem Embryo und ungefähr 130 Endospermkernen cellulär.

Die Zellbildung im Endosperm, eingeleitet durch „sonnenförmige Fadensysteme" (Schnarf 1929. Vgl. ferner „Alveolenbildung" bei Hegelmaier 1885), beginnt, wenn der Embryo das Kugelstadium erreicht hat, am mikropylaren Ende und schreitet zur Chalaza hin fort, wobei aber die unmit-

Tabelle 2. Verteilung der Zellzahl (Z) auf die jeweiligen Stockwerke bei 16- bis 551zelligen Embryonen von *Chenopodium capitatum*

Etage	Zellzahl																					
l	4	4	4	4	4	4	4	8	8	10	8	8	16	16	16	23	24	22	23	24	40	37
l′	4	6	6	8	8	14	16	14	15	20	22	26	25	27	29	30	44	60	66	87	215	225
m	4	4	4	8	12	12	14	16	16	24	25	26	25	29	34	50	58	58	84	98	230	249
h	1	1	2	2	2	4	2	4	4	6	8	4	4	4	4	6	4	12	16	14	21	24
k	1	1	2	1	2	1	2	2	2	1	2	2	1	2	2	2	2	2	4	2	1	3
o	1	1	2	1	2	1	2	1	2	2	3	3	2	1	3	2	3	5	3	6	5	5
p	1	1	2	2	2	4	3	3	4	4	6	6	4	6	6	8	6	8	6	6	8	8
Z	16	18	22	26	32	40	43	48	51	67	74	75	77	85	94	121	141	167	202	237	520	551
E	16	16	26	16	32	32	32	1	32	56	64	64	64	?	64	64	?	135	128	134	267	303
	nucleär																	cellulär				
Abb.	278	280	281	283		282	284		285	286	287	292	291	288	289		293	290	313	210	308	311

E = Zahl der Endospermkerne
Z = Zellzahl des Embryos

telbar über den Antipoden gelegene Partie von Endosperm für längere Zeit nichtzellig bleibt (Abb. 306). Das Endosperm bei *Ch. capitatum* gehört also dem „einseitig-peripherischen Typus" von Hegelmaier (1885: 59) an. Da später das ganze Endosperm zellig wird, liegt hier der *Silene*-Typus von Rocén (1927: 171) vor. Vollständig cellulär ist das Endosperm spätestens im älteren Herzstadium des Embryos.

Der Embryo wird zunächst vorn mit einer einschichtigen Endospermhülle umgeben. Auch das übrige zellig gewordene Endosperm ist anfangs noch einschichtig und überzieht so die Innenwand des Embryosacks. Deshalb zeigt ein Mikrotomschnitt, der den Embryosack längs trifft, in dessen Mitte eine scheinbar leere Höhlung, den großen, zentralen Saftraum. Der Embryo ist von diesem Saftraum durch einen Endospermwall getrennt (Abb. 210/1, 306; Saftraum nur stellenweise getroffen). Die zuerst „leere Endospermröhre" wird dann allmählich durch Zellteilungen des Endosperms von außen nach innen aufgefüllt, so daß der Embryosack zu einem späteren Zeitpunkt, wie im Querschnitt zu ersehen, einen soliden „Endospermstab" aufweist (Abb. 314/2), der den unmittelbar zur Verfügung stehenden Nahrungsvorrat des wachsenden Keimlings verkörpert. Auch das mikropylare Endosperm, das nun längst mehrschichtig geworden ist, wächst durch unabhängig voneinander verlaufende Zellteilungen ständig weiter (Abb. 314/1).

Wardlaw (1955: 318, 1968: 27 u. 56ff.) meint, daß die Nahrungsaufnahme bei älteren Embryonen hauptsächlich durch den Suspensor vor sich gehe, bei jüngeren dagegen wahrscheinlich an der ganzen Oberfläche erfolge. In der großen basalen Suspensorzelle bei *Stellaria media* soll Perotti Proteinkörnchen gefunden haben, und Rocén (1927) beobachtete an der gleichen Stelle bei *Basella alba* Stärkekörner.

Der mäßig starke Suspensor der Embryonen von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* hat ein vielzelliges, knollig verdicktes basales Ende, das wie bei *Atriplex* und anderen Chenopodiaceae sicher als mikropylares Haustorium dient. Es ist früh, nämlich schon zur Zeit des kugelförmigen Embryos, an der Auflösung der mikropylaren Nucelluskalotte aktiv beteiligt (Abb. 210/1, 306). Gewiß nimmt das Endosperm, solange es noch nicht zellig geworden ist, auch am Abbau der Nucelluskappe teil. Schließlich hört aber diese Tätigkeit auf, und die Hauptmasse des mikropylaren Endosperms fällt selbst dem wachsenden Embryo zum Opfer. Es wird desorganisiert und bis auf eine Zelllage von kleineren, mehr oder minder isodiametrischen Endospermzellen, die zur Zeit der Samenreife um den vorderen Teil der Radicula und des Hypokotyls erhalten bleiben, resorbiert. Diese Endospermhülle besteht im Gegensatz zum Perisperm aus lebenden Zellen (vgl. Esau 1969: 454 u. Dambroise 1947). Das zwischen Embryo und Chalaza eingeschaltete Endosperm, der solide „Endospermstab", wird restlos aufgezehrt. In den so entstandenen Raum wächst der Embryo hinein und füllt ihn später ganz aus.

Als Nahrungsvorrat besitzt der vollreife Samen von *Ch. capitatum*, ebenso der von *Ch. foliosum*, eine bedeutende Menge Perisperm (Abb. 305, 106. Vgl. auch Martin 1946: 563 u. Fron 1889: 185, Fig. 6F), um das der Keimling auf der dem Hilum abgekehrten Seite unmittelbar unter der Samenschale gekrümmt liegt (daher der ältere Name „Curvembryae"). Das Perisperm, das den unverbrauchten, mit Stärke vollgestopften Rest des Nucellusgewebes darstellt, besteht aus ziemlich großen Zellen. Die Stärkebildung in diesen Zellen beginnt erst kurz vor Anlegung der Kotyledonen (Abb. 306. Vgl. die Angaben von Buell 1952b, über *Dianthus*). Die Prüfung auf Stärke wurde hauptsächlich polarisationsoptisch durchgeführt.

Abschließend möchte ich erwähnen, daß ich bei *Ch. capitatum* einen recht hohen Prozentsatz absterbender Embryonen festgestellt habe. Die Embryosterblichkeit ist wohl teilweise auf mangelnde oder abnorme Endospermentwicklung zurückzuführen. Eine große Rolle spielen hier bestimmt genetische und entwicklungsphysiologische Faktoren, deren Wirkungsweise aber nur durch exakte Versuche aufgeklärt werden könnte. Bezüglich dieser Fragen verweise ich auf Brink & Cooper (1940, 1947), auf Chopra & Sachar (1963) u. a.

6. Die Embryogenese

An dieser Stelle möchte ich gleich auf die detaillierten Ausführungen von Souèges hinweisen, der 1920 (b) die Embryoentwicklung von *Chenopodium bonus-henricus* untersuchte und dessen Aussagen, abgesehen vom Schicksal der Stockwerke 1 und 1′ sowie anderen kleinen Abweichungen, auch für unsere Arten gelten.

Läßt man vereinzelte Ausnahmefälle (Abb. 93/2) unberücksichtigt, so kann der Verlauf der Embryogenese (Abb. 247—315) bei *Ch. capitatum* als gesetzmäßig bezeichnet werden.

Die Zygote teilt sich fast immer gleich nach dem primären Endospermkern oder — sehr selten — vor ihm quer (Abb. 230, 248—251). Stets ist diese erste Teilung infolge der großen, mikropylar gelegenen Vakuole inäqual, und es entsteht eine größere, plasmaarme mikropylare Zelle cb und eine darüberliegende kleinere, plasmareiche apikale Zelle ca (Abb. 252—254). Zelle cb teilt sich hierauf quer (Abb. 255—258), gefolgt von Zelle ca (Abb. 257—258). Äußerst selten kann sich ca auch vor cb teilen (Abb. 243). Wir haben nun den fadenförmigen 4zelligen Embryo[4] mit den Stockwerken 1, 1′, m und ci vor uns (Abb. 259 u. 260), der im System von Souèges als wichtiges Entwicklungsstadium angesehen wird (vgl. Crété 1963). Schnarf (1929) mißt dagegen dem 2zelligen Embryo große Bedeutung bei und benutzt u. a. das Schicksal der

[4] Ich vermeide den Terminus „Proembryo", weil er von verschiedenen Autoren unterschiedlich begrenzt wird; vgl. Schnarf (1929: 395). Über die Auffassung von Souèges informieren Steffen (1951) und Crété (1963).

Zellen ca und cb als Prinzip seiner Einteilung, die in der erweiterten Fassung von JOHANSEN (1950) eine weitgehende Beliebtheit erlangt hat.

Von den 4 Zellen des fadenförmigen Embryos sind die 3 oberen (1, 1′ und m) plasmareich; sie werden später den eigentlichen Embryo liefern. Die mit der basalen Vakuole ausgestattete Zelle ci bildet den Suspensor und die Hypophyse.

Der nächste Teilungsschritt erfolgt in Zelle ci (Abb. 260 u. 261), deren Abkömmlinge von SOUÈGES als n und n′ bezeichnet werden. Nun weist der Embryo 5 übereinanderliegende Zellen auf (Abb. 262). Vollzog sich bislang die Entwicklung durch Querteilungen, d. h. Teilungen, die senkrecht zur Embryosackachse ausgerichtet waren, so treten jetzt nacheinander 3 Längsteilungen auf, die die Zellen m, 1′ und 1 (Abb. 263—267) betreffen und zur Bildung des 6-, 7- und 8zelligen Embryos führen. Äußerst selten kann sich m wie bei *Beta vulgaris* (ARTSCHWAGER & STARRETT 1933) auch quer teilen, so daß der 8zellige Embryo dann 6 Stockwerke besitzt (Abb. 93/2; vgl. hierüber MAHESWARI 1950: 281). Schon jetzt macht sich bei Stockwerk m vielfach die Tendenz bemerkbar, die teilungsfreudigste der soeben genannten 3 Zellagen zu sein. Seltener geschieht es, daß sich Stockwerk 1′ oder die beiden Etagen 1′ und 1 früher teilen als m, wie z. B. die Querschnittserie in Abb. 297 veranschaulicht.

Die Ausbildung des Embryos wird mit Querteilungen in den Zellen n und n′ des 8zelligen Stadiums fortgesetzt, wobei Embryonen entstehen, deren 10 Zellen auf 7 Etagen verteilt sind (Abb. 269—271). Die Abkömmlinge von n werden mit h und k, die von n′ mit o und p bezeichnet. Zuweilen wird das 8zellige Stadium übersprungen, indem sich die Zellen n und n′ mit Stockwerk 1 synchron teilen (Abb. 268). Daß das 10zellige Stadium auch auf anderem Wege erreicht werden kann, beweist die Querschnittserie in Abb. 298. Hier zeigt der Embryo noch 5 Stockwerke; die 2 Zellen der Etage m haben sich früher als n und n′ geteilt.

Die nächsten Abbildungen (272—275) illustrieren die Entstehung eines 12- bzw. 14zelligen Embryos durch erneute Längsteilungen in den Stockwerken m und 1′. Diese Etagen haben am späteren Wachstum des Keimlings besonderen Anteil. Im Laufe der weiteren Embryogenese konkurrieren beide Zellagen miteinander; einmal gewinnt m die Übermacht, ein andermal ist die Schicht 1′ die führende. Über diese Verhältnisse und über die zahlenmäßige Verteilung der Zellen (Zellzahl Z) auf die einzelnen Stockwerke des Embryos in jedem untersuchten Entwicklungsstadium unterrichten uns die folgenden Abbildungen, die mit entsprechenden Angaben versehen sind. Dabei wurde vom 22zelligen Stadium ab unabhängig vom dargestellten Medianschnitt neben jedem Embryo die volle Zellzahl für jede Etage notiert. Bis zu diesem Stadium geben die Abbildungen den ganzen Keimling wieder. Vergleiche dazu auch die gesonderte Übersichtstabelle 2.

Das oberste Stockwerk 1 hinkt in der Teilung immer nach und erweist sich als weniger aktiv; ja, manchmal fand ich bei größeren Embryonen

seine Kerne sogar etwas aufgebläht und mit schwach färbbaren Nucleolen versehen — eine Erscheinung, die auch bei teilungsträgen Endospermkernen beobachtet werden kann. Diese Tatsachen sprechen vielleicht für einen Abfall des Nahrungsstromgradienten in Richtung m — l′ — l und für die Vermutung, daß der Suspensor auch in diesem jungen Stadium bei der Nahrungsaufnahme schon eine gewisse Rolle spielt.

Der bisher geschilderte Entwicklungsgang und ein Blick auf die folgenden Abbildungen überzeugen uns, daß von der Mikropyle zur Chalaza hin Teilungswellen über den jungen Embryo verlaufen, deren Richtung mit der der Teilungen im nucleären Endosperm und der seines Zelligwerdens vollkommen übereinstimmt (vgl. Endospermbildung).

Über die Orientierung der ersten Längswände (sie sind in den Querschnittserien mit „1", die zweiten mit „2" ... beziffert), die in den Stockwerken m, l′ und l bei 6- bis mehrzelligen Embryonen eingezogen werden, geben uns auch die Querschnittserien in Abb. 297—303 Auskunft. Welche Gesetzmäßigkeiten ihrer Anordnung zugrunde liegen, habe ich bisher nicht geprüft.

Schon bei der Durchmusterung der ersten Serienschnitte fällt auf, daß manche Embryostadien viel seltener auftauchen, als es der Wahrscheinlichkeit nach zu erwarten wäre; andere erscheinen hingegen bevorzugt häufig. So tritt u. a. das 14zellige Stadium immer wieder auf, der 16zellige Embryo ist indes äußerst selten. Ich habe ihn alles in allem nur zweimal gefunden, wohl deshalb, weil er gewöhnlich übersprungen wird. Damit erhebt sich die Frage, inwieweit die Embryogenese überhaupt einen gleichmäßigen Ablauf hat und ob nicht doch irgendwelche Vorgänge im oder um den Embryosack den Embryo bei bestimmten Entwicklungsstufen zum Einschalten kleinerer Teilungspausen zwingen, die dazu führen, daß diese Stadien häufiger angetroffen werden.

Abb. 278 illustriert den 16zelligen Embryo. Seine Zellen sind auf 7 Etagen wie folgt verteilt: l, l′ und m sind je 4zellig, h, k, o und p bestehen aus je 1 Zelle. Während dieses Entwicklungszeitraumes kann sich Zelle p längs (Abb. 277) oder seltener quer (Abb. 279) teilen. Im letzteren Fall erhält der Embryo ein 8. Stockwerk. Beim 18zelligen Keimling in Abb. 280 kommen 2 weitere Zellen im Stockwerk l′ hinzu, die aus Schälteilungen hervorgegangen sind. Bei den 22- und 26zelligen Embryonen (Abb. 281 u. 283) haben sich die Stockwerke h, k, o und p geteilt und sind 2zellig geworden. Die Hypophyse h teilt sich meistens durch eine Längswand in 2 etwa gleich große Zellen; k, o und p können sich sowohl quer als auch längs teilen (vgl. Abb. 281, 285 und 287). Im 26zelligen Stadium hat die Zellage m ebenfalls die Schälteilung durchgemacht und den seit dem 18zelligen Stadium bestehenden Vorsprung der Etage l′ ausgeglichen. Nun sind beide Lagen 8zellig (Abb. 283).

Mit diesen Schälteilungen wird in den Stockwerken l′ und m das Dermatogen ausgegliedert. Die Querschnittserie eines 26zelligen Embryos in Abb. 302 gibt einen Eindruck davon. Das Stockwerk l teilt sich, wie eingangs

erwähnt, nur zögernd und ist wie beim 16zelligen Embryo immer noch 4zellig. Erst wenn der Keimling zwischen 40 und 50 Zellen aufweist, wird l 8zellig. Zu diesem Zeitpunkt sind die Stockwerke h und p 4zellig geworden, und m und l′, nun 16- bzw. 15zellig, können die ersten Querteilungen zeigen (Abb. 285). Mit dem Einziehen dieser Querwände, die einmal in den Zentralzellen (Abb. 285) und ein andermal im Dermatogen (Abb. 286 bei m, 291 u. 288 bei l′) zuerst erscheinen, haben m und l′ begonnen, sich in zwei übereinanderliegende Schichten aufzuspalten. Jetzt hat der Embryo beträchtlich an Länge zugenommen und krümmt sich zunehmend, der Biegung des Embryosacks folgend, so daß Querschnittserien von Embryonen mit mehr als 50 Zellen selten über die ganze Länge des Keimlings gut getroffene Bilder liefern.

Die Bildung des Dermatogens in der Lage l erfolgt früh, nämlich schon zu einer Zeit, wenn sie noch 3- bis 4zellig ist (Abb. 282), und wird gewöhnlich mit der Bildung von 8 Zellen abgeschlossen (Abb. 285, 287 u. 292). Das 2zellige Stockwerk p teilt sich durch schräge Wände quer und gliedert sich so in zwei Etagen auf. Die 4 Zellen der Hypophyse treten uns in zweierlei Anordnung entgegen. Sie können entweder alle zirkumaxial stehen (Abb. 303), indem die Hypophyse gekreuzte Zellwände aufweist und nur aus einer einzigen Lage besteht, oder eine Zelle der 2zelligen Hypophyse teilt sich, wie Abb. 284 zeigt, quer, die andere längs, so daß die in Abb. 282 dargestellte dekussierte Stellung resultiert. Damit wird die eine Hälfte der Hypophyse in zwei Etagen zerlegt.

Die Ausgliederung der Histogene Periblem (pe) und Plerom (pl) — gemeint sind natürlich Urperiblem und Urplerom — vollzieht sich bereits beim 70zelligen Embryo (Abb. 286 u. 288).

Der weitere Verlauf der Embryogenese bringt vom 80zelligen Embryo ab vor allem eine Vermehrung der Zellzahl des Embryos selbst, d. h. in den Schichten l bis h. Der Suspensor nimmt im allgemeinen an Größe zu, doch seine Zellzahl wird nicht wesentlich vermehrt. Die Urperiblem- und Urpleromzellen teilen sich längs und quer, wodurch der Embryo immer mehr an Umfang zunimmt. Auch während der weiteren Entwicklung des kugeligen Embryos und darüber hinaus sind die einzelnen Stockwerke deutlich voneinander zu unterscheiden.

Stockwerk l bleibt vom 16zelligen Embryo an in seiner Zellzahl gegenüber den Etagen m und l′ zurück (vgl. Übersichtstab. 2). Beim 16zelligen Embryo sind alle drei Stockwerke durch die gleiche Zellzahl (4) ausgezeichnet, im 237zelligen Stadium besitzt l nur noch ein Viertel (24) der Zellzahl jeder der beiden anderen Etagen und besteht allein aus dem Dermatogen und einer einzigen darunterliegenden Zellschicht. Stockwerk l ruht, das bezeugen die beiden ältesten hier abgebildeten kugeligen Embryonen (Abb. 313 und 210), einer Kappe ähnlich auf der Etage l′ und bildet somit eine Epiphyse, wie sie bei *Sagina procumbens* (Souèges 1934 b: 74) bekannt geworden ist. Im darunterbefindlichen Stockwerk l′ teilt sich das Dermatogen schneller als das zentrale Gewebe, so daß

sich l im peripheren Bereich nach oben vorwölbt und das Stockwerk l seitlich umgreift. Dasselbe zeigen auch die Abbildungen von Souèges für *Sagina*.

Von den den Embryo bildenden drei Etagen (l, l' und m') ist m die mächtigste. In den Abb. 308 und 311 ist der Embryo im Begriff, seine radiäre Symmetrie aufzugeben und die Kotyledonen auszugliedern. Er besteht aus 320 bzw. 551 Zellen, und die Zellzahl von l beträgt jetzt nur noch etwa ein Sechstel der von m oder l'. Bis zu diesem Stadium wird der Keimling von Souèges als Proembryo angesprochen.

Die Ebene, in der die Keimblätter hervorgebracht werden, ist bei *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* (vgl. auch Eckardt 1967 a, über *Dysphania*) nicht konstant. Über die beiden extremen Stellungen, die die Kotyledonen im Embryosack einnehmen können, unterrichten uns die in den Abb. 316 und 317 wiedergegebenen Tangentialschnitte von zwei fast reifen Samen (die Schnittebene wird in Abb. 305 veranschaulicht). Abb. 316 stellt den Normalfall dar. Hier ist, um es mit Eichler (1878: 81) auszudrücken, die Kommissur der Kotyledonen mit der Krümmungsebene des Embryos gekreuzt (cotyledones incumbentes). Wie Abb. 305 verdeutlicht, erscheinen also in medianen Längsschnitten des Samens die Kotyledonen übereinander. In Abb. 317 fällt dagegen „die Commissur der Cotyledonen mit der Krümmungsebene des Embryo zusammen (cotyled. accumbentes . . .)"; Medianschnitte solcher Samen zeigen keine Kotyledonen. Auch Stellungen zwischen diesen beiden Extremfällen sind nicht selten. Dieser Umstand erschwert die Beurteilung der Längsschnitte von Embryonen zur Zeit der Ausgliederung ihrer Keimblätter, da die Kotyledonarebene von allen anderen Schnittrichtungen nicht immer einwandfrei unterschieden werden kann.

Auf Grund des bisher vorliegenden Schnittmaterials habe ich den Eindruck gewonnen, daß die Etage l auch zu diesem Zeitpunkt allein aus dem Dermatogen und einer darunterliegenden Zellschicht besteht (Abb. 308 u. 311) und daß sie entgegen den Befunden bei *Ch. bonus-henricus* nur den Sproßvegetationspunkt liefert. Stockwerk l' erzeugt die Kotyledonen. Dieses ist der einzige schwerwiegende Unterschied zwischen unseren Arten und *Ch. bonus-henricus*, denn auch *Ch. foliosum* verhält sich wie *Ch. capitatum* (vgl. die Embryogenese von *Ch. foliosum*), wodurch die enge verwandtschaftliche Beziehung zwischen den beiden letztgenannten besonders gut zum Ausdruck kommt. Stockwerk l' umfaßt bei Embryonen, die die Kotyledonen anlegen (Abb. 308 u. 311), innen drei übereinanderliegende Zellschichten, m sogar vier Zellschichten. Etage m liefert das Hypokotyl (phy) und die Radicula. Aus ihren an die Hypophyse angrenzenden zentralen Zellen entstehen die Initialen der Wurzelrinde (iec) und die Initialen des Zentralzylinders der Wurzel (iec) — das zeigen die Abb. 290, 310, 307 und 313 —, und zwar nach denselben zwei Teilungsmodi, die von Souèges bei *Ch. bonus-henricus* beschrieben wurden. Die Hypophyse (h) bildet den Abschluß der Radicula und bringt durch mehrere Teilungen, deren erste uns die Abb. 308 und 310 vor Augen führen, den zen-

tralen Teil der Wurzelhaube (Columella) hervor. Die randlichen Partien der Kalyptra sind auf Zellmaterial zurückzuführen, das bei Periklinalteilungen in den angrenzenden Dermatogenzellen entsteht. Ein Stück von der Kalyptra (co) entfernt, im oberen Teil des Hypokotyls, teilt sich das Dermatogen dann ausschließlich antiklin. Über den Aufbau des Wurzelvegetationspunktes bei *Beta* berichtet Matthysen (1912).

Abb. 307 gibt den Embryo im Herzstadium wieder. Zu dieser Zeit ist das Endosperm ganz zellig geworden. In der obigen Abbildung und im nächst älteren Stadium (Abb. 315) ist die Ausdifferenzierung der Histogene weiter fortgeschritten. Die Meristeme sind gut gegeneinander abgegrenzt.

Der fast reife Keimling ist in Abb. 305 dargestellt. Er ist nicht so stark gebogen wie der von *Ch. foliosum* (Abb. 106). Man vergleiche hierzu auch die bei Martin (1946: 563, *Ch. capitatum*) und Fron (1889: 185, Fig. 6F, *Blitum virgatum*) abgebildeten Samenlängsschnitte. Die Keimlinge unserer beiden Arten besitzen an Blattorganen zwei große Kotyledonen. Das scheint bei den Chenopodiaceae nicht immer der Fall zu sein. So sind z. B. die Embryonen aus den vertikalen, gelben Samen von *Atriplex hortensis* L. f. *viridis* Alef. zusätzlich zu den großen Kotyledonen mit einem zweiten, sehr kleinen Blattpaar, wohl Primärblättern, ausgestattet, die mit den Keimblättern gekreuzt stehen und über ihnen inseriert sind (Abb. 309). Sie werden von einem sehr starken Vegetationspunkt hervorgebracht, dessen Durchmesser an der Insertionsstelle der Kotyledonen 12 –14 Zellen beträgt. Bei *Ch. capitatum* (Abb. 312) und *Ch. foliosum* ist der Sproßvegetationspunkt an der gleichen Stelle nur 5—7 Zellen breit. Dieses stimmt ganz vorzüglich mit dem Umfang des Stockwerks l zur Zeit der Keimblattbildung überein (Abb. 308 u. 311).

Abschließend sei das Entwicklungsschema für *Ch. capitatum* notiert, das auch für *Ch. foliosum* gilt:

Erste Zellgeneration
Embryo mit 2 Zellen in 2 Etagen
ca = pco + pvt
cb = phy + icc + iec + co + s

Zweite Zellgeneration
Embryo mit 4 Zellen in 4 Etagen
l = pvt
l′ = pco
m = phy + icc + iec
ci = co + s

Dritte Zellgeneration
Embryo mit 8 Zellen in 5 Etagen
l = pvt
l′ = pco
m = phy + icc + iec
n = co + s (teilweise)
n′ = s (teilweise)

Vierte Zellgeneration
Embryo mit 16 Zellen in 7 Etagen
l = pvt
l′ = pco
m = phy + icc + iec
h = co
k + o + p = s

Die Embryoentwicklung von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* folgt dem Chenopodiaceen-Typus (Schnarf 1929, Johansen 1950, Maheshwari 1950), da sich ca mit einer Querwand teilt und an der Bildung des Em-

bryos neben Zelle ca auch Zelle cb maßgeblich beteiligt ist. Es ist allerdings nicht möglich, diese beiden Arten einer der Varianten von Johansen zuzuordnen. Während *Ch. bonus-henricus* im System von Souèges auf Grund seiner Embryogenese dem Mégarchétype III, Série C_2, Sous-série a_1 angehört, fallen *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* unter Mégarchétype II, Série C_2, Sous-série a_1, womit embryologisch der enge verwandtschaftliche Zusammenhang zwischen diesen Arten geleugnet wird.

II. Die Embryologie von Chenopodium foliosum

Die Embryologie von *Ch. foliosum* ist der von *Ch. capitatum* derart ähnlich, daß ich mich kurz fassen und in diesem Kapitel auf einige Besonderheiten näher eingehen kann. Um die Zahl der Abbildungen nicht unnötig zu vermehren, wird nur eine Auswahl gebracht.

1. Entwicklung der Anthere und Mikrosporogenese

Die Anthere entsteht auf dieselbe Weise wie bei *Ch. capitatum*. Die linke Theka einer Anthere (Abb. 335/1) mit Pollenmutterzellen und 4 Wandschichten ist stärker vergrößert in Abb. 335/2 wiedergegeben. Die PMZ besitzen jede nur einen Nucleolus. Während der Diakinese werden in ihren Kernen 9 Bivalente sichtbar, von denen ein Chromosomenpaar mit dem Nucleolus in enger Beziehung steht (Abb. 339). Die Metaphase der 1. Reifeteilung (Abb. 336) ist in Polansicht mit $n = 9$ Chromosomen in Abb. 340 dargestellt. Zu diesem Zeitpunkt befinden sich die Tapetenkerne noch in lebhafter Teilung. Das Tapetum wird spätestens während der RT II überwiegend 2kernig und weist dann sehr große Vakuolen auf (Abb. 345).

Die Weiterentwicklung der durch die simultane Furchung entstandenen jungen Pollenkörner — in der Tetrade tetraedrisch (Abb. 342), isobilateral (Abb. 343) oder dekussiert angeordnet — zu 3kernigen Pollenkörnern stimmt mit der bei *Ch. capitatum* überein. Sie ist in den Abbildungen 346 und 347 unten links, 352, 349/1, 355 und 356 in der angegebenen Reihenfolge zu verstehen. Der Pollen ist polyforat und besitzt etwa 30 Poren.

Wie bei *Ch. capitatum* kann man auch bei *Ch. foliosum* vielfach die Bildung eines falschen Periplasmodialtapetums und eines randlichen Symplasten beobachten. In vielen Antheren degeneriert das Tapetum, und mit ihm gehen auch die jungen Pollenkörner gerade nach der Reifeteilung zugrunde. Aus der Art, wie dies geschieht, könnte man hier auf cytoplasmatisch vererbte männliche Sterilität schließen (vgl. Artschwager 1947).

Sowohl das von Fex-Platta stammende wie auch das im Botanischen Garten Berlin-Dahlem kultivierte Material zeigten bei der Mikrosporogenese eine Reihe interessanter Abnormitäten, die hier kurz erwähnt werden sollen.

Zunächst sei das Auftreten von Mikronuclei (Abb. 348 u. 347) und von mehr als 4, beispielsweise 5 (Abb. 344), Pollenkörnern in einer „Tetrade“

(Polysporie) genannt. Derartige Aberrationen werden entweder als Resultat einer Bastardierung angesehen oder als Folgeerscheinungen ungünstiger Umwelteinflüsse, z. B. extremer Kälte oder Hitze, auf die an sich sehr sensible Reifeteilung gedeutet (s. Michaelis 1926, Matsuda 1928, de Mol 1934, Dobronz 1935, Johri & Bhatnagar 1955 u. a.). Extreme Kälte dürfte sicher für die Anomalien des von Fex-Platta stammenden Materials — es wurde in 2000 m Höhe gesammelt — als auslösender Faktor in Betracht kommen.

Als zweites ist das Vorkommen besonders kleiner und außergewöhnlich großer Pollenkörner, als Zwerg- (Abb. 346 oben) bzw. Gigaspollenkörner (Abb. 346 unten rechts, 353, 350, 355 ...) bezeichnet, anzuführen. Für die Entstehung derartiger Pollenkörner dürften im Grunde wiederum zu niedrige oder zu hohe Temperaturen verantwortlich sein.

Untersucht man die einzelnen Phasen der Reduktionsteilung, so findet man inmitten sich teilender Pollenmutterzellen und später zwischen gerade ausgebildeten Pollenkörnern vereinzelt Pollenmutterzellen, deren Kerne die Reduktionsteilung nicht mitmachen. Diese Kerne sind riesig vergrößert (Abb. 348), und ihr Genom hat sich vervielfacht, ohne daß es zu einer Karyo- oder gar Cytokinese gekommen wäre. Die betroffenen PMZ wandeln sich dann unter Bildung einer derben Zellwand in Gigaspollenkörner um. Die verschiedenen Entstehungsmöglichkeiten solcher Gebilde wurden sehr eingehend von Matsuda (1928) an *Petunia* studiert. Unter den Chenopodiaceae wurde bei *Ch. murale* L. (Mahabale & Solanky 1954 b) und *Beta* (Fischer 1962) Gigaspollen festgestellt; auch Levan (1939) hat eine ähnliche Abnormität bei *Beta* beschrieben.

Zur Gigaspollenbildung kann es auch in der Weise kommen, daß alle 4 Kerne einer Pollentetrade mit einer gemeinsamen Zellwand umgeben werden, wie dies z. B. das junge Gigaspollenkorn in Abb. 346 zeigt. In dem Fall könnte man von einem tetrasporischen oder „Tetradenpollenkorn" sprechen, doch ist der zweite Begriff bereits anderweitig vergeben. Analog kann eine nicht weiter geteilte Dyade, die eine Exine ausbildet, als „Dyadenpollenkorn" bezeichnet werden (Abb. 347 u. 350). Andererseits besteht auch die Möglichkeit, daß nur 2 Kerne einer Tetrade eine gemeinsame Hülle erhalten (Abb. 162 links); solche Pollenkörner zeigen ebenfalls 2 Kerne, sind aber im Gegensatz zu den vorhergehenden bisporisch. Daß die letztgenannten 2 generative Zellen besitzen, ist zu erwarten (Abb. 355). Die beiden 2kernigen Pollentypen sind nicht mit Sicherheit zu unterscheiden.

Gelegentlich können zwei nicht völlig getrennte Pollenkörner ähnlich wie bei manchen Vertretern der Podostemaceae eine Verbreitungseinheit bilden (Abb. 349/2). Unter Umständen verwachsen auch alle 4 Pollenkörner einer Tetrade miteinander, so daß ein größerer Pollenkornkomplex entsteht. In Abb. 347 rechts sind 3 Pollenkörner eines derartigen Verbandes wiedergegeben. Links daneben ist ein normales und oben ein Dyadenpollenkorn, das einen zusätzlichen Mikronucleus enthält, aus dem gleichen Pollenfach zu sehen.

Schließlich habe ich oft Pollenkörner angetroffen, deren Wandbildung gestört war (Abb. 354). Sie waren dicht mit Ubischkörpern besät und erweckten den Eindruck, als bauten sie ihre Wandung aus diesen auf. Alle besaßen einen absterbenden Kern.

2. Makrosporogenese und Makrogametogenese

Die primäre Archesporzelle erscheint, bevor die Karpelle die Samenanlage übergipfelt haben. Sie gibt durch eine Querteilung eine Deckzelle ab (Abb. 357). Die Integumente sind in diesem Stadium noch nicht angelegt. Die Blüte hat das Aussehen einer gleichaltrigen von *Ch. capitatum*, wie sie in Abb. 167 dargestellt ist. Auch *Ch. foliosum* kann mehr als eine Archesporzelle besitzen. Unter Umständen treten bis zu 5 dieser Zellen auf, die lange miteinander wetteifern — ein Verhalten, das häufig zu 2 übereinander- oder nebeneinanderliegenden Embryosäcken und zu Polyembryonie führt. Hierauf werde ich weiter unten eingehen.

Abb. 358 veranschaulicht 2 hintereinandergeschaltete sekundäre Archesporzellen (Makrosporenmutterzellen). Die Reduktionsteilung erfolgt, wenn die Samenanlage hemitrop geworden ist, und verläuft normal; Auskunft darüber geben die Abb. 359—362. Das Dyadenstadium (Abb. 361) ist kurz. In der RT II liegt die Spindel der kleineren, mikropylaren Dyadenzelle senkrecht zur Embryosackachse, wobei nur die Karyokinese durchlaufen wird. Von den 3 entstandenen Zellen (2 Makrosporen und eine 2kernige, mikropylare Dyadenzelle) liefert die chalazale den 8kernigen Embryosack (Abb. 363). Dieser gehört somit dem Normaltypus an. Nach Mahabale & Solanky (1953 a) soll sich der Embryosack von *Suaeda fruticosa* Forsk. nach dem *Allium*-Typ entwickeln.

Abb. 364 zeigt den 1kernigen Embryosack, darüber die degenerierenden Reste der einen Makrospore und der Dyadenzelle. Zu diesem Zeitpunkt werden unter der 2schichtigen Nucelluskappe 3 Deckzellagen angetroffen. Die Integumente — ursprünglich auch hier 2schichtig — überragen den Nucellus und sind vorn faustartig verdickt. Wie bei *Ch. capitatum* sind sie in der Mikropylargegend mehrschichtig. Zwischen dem äußeren und dem inneren Integument wird eine ausgeprägte Luftspalte gebildet.

Im Stadium des 2kernigen Embryosacks tritt das Endostom deutlich in Erscheinung; die Samenanlage ist nun anatrop-kampylotrop geworden. Am Ansatz des Funiculus sind in der Epidermis die ersten rötlichbraunen harzartigen Inhaltsstoffe wahrzunehmen, die später allmählich auf die Integumente übergreifen. Sie erscheinen hier also wesentlich früher als bei *Ch. capitatum*. Auch das Umbiegen der Samenanlage vollzieht sich bei *Ch. foliosum* etwas eher.

Die Spindeln lassen bei der Teilung des 4kernigen Embryosacks die gleiche Anordnung wie bei *Ch. capitatum* erkennen (Abb. 366). In dieser Abbildung ist der Nucellus vorn auffallend schnabelförmig verlängert, eine bei unseren beiden Arten relativ häufige Erscheinung. Sie wurde in der Literatur bei *Sagina procumbens* (Gibbs 1907; nach Rocén 1927: 114) beschrieben; über

ähnliche Verhältnisse bei *Beta* bzw. *Calandrinia* (Portulacaceae) berichten Artschwager & Starrett (1933: 828) und Rocén (1927: 64, Fig. 119). In unserem Beispiel ragt der Nucellus aus den Integumenten heraus, so daß keine Mikropyle gebildet wird (Abb. 209 und 213 für *Ch. capitatum*).

Eine vollständige Samenanlage mit jungem 8kernigem Embryosack gibt Abb. 367 wieder. Diese Samenanlage ist mit der von *Ch. capitatum* in Abb. 170 etwa gleichaltrig. Ein Vergleich unterrichtet uns über die artspezifischen Unterschiede im Bau dieser beiden Gebilde, über ihre Luftspalte und die Lokalisierung der harzartigen Inhaltsstoffe sowie über die Orientierung der Samenanlage im Fruchtknoten. Der reife 8kernige Embryosack zeigt die schon von *Ch. capitatum* her vertraute Anordnung seiner Bestandteile. Die Antipoden sind recht auffällig (Abb. 399), Eizelle und Synergiden besitzen oft eine hakenförmige Leiste (Abb. 397), ein Fadenapparat fehlt. In Abb. 399 liegen im selben Nucellus nebeneinander zwei fast reife Embryosäcke, die aus zwei verschiedenen Archesporzellen entstanden sein dürften; ein nicht allzu seltener Fall. Hin und wieder habe ich auch 2 Eizellen in ein und demselben Embryosack festgestellt (Abb. 397 u. 398). Hier handelt es sich bei der zweiten Eizelle um eine eiartige Ausdifferenzierung einer der beiden Synergiden — eine Erscheinung, die ich viel seltener auch bei *Ch. capitatum* verwirklicht fand (Abb. 241/1). In unserer Abb. 398, die zwei Zellen des Eiapparates und zwei unverschmolzene Polkerne wiedergibt, dürfte die rechte Zelle die eigentliche Eizelle sein.

Die Neigung zur Ausbildung von Synergideneizellen ist je nach Material verschieden stark. Unter den annähernd 2000 untersuchten Blüten von *Ch. foliosum* aus dem Botanischen Garten London fand ich 7 mit Embryosäcken, die zusätzlich zur rechtmäßigen Eizelle eine Synergideneizelle besaßen. Die Häufigkeit ihres Vorkommens betrug also 3,5 von tausend. Das übrige Material zeigte diese Abnormität viel seltener. Prozentual häufiger treten 2 Embryosäcke im selben Nucellus auf.

Auf den Verschmelzungsvorgang der Polkerne und den Einschluß von Plasma aus dem Embryosack während dieses Vorgangs wurde bereits bei *Ch. capitatum* eingegangen. Für *Ch. foliosum* gilt das gleiche.

3. Befruchtung und Polyembryonie

In meinen Schnitten fand ich keine Stadien der doppelten Befruchtung; ich habe jedoch des öfteren den Pollenschlauch auf seinem Wege zum Embryosack verfolgen können. Die beiden Spermazellen ähneln in Form und Größe denen von *Ch. capitatum*. Der Pollenschlauchkern ließ sich in Mikrotomschnitten nicht nachweisen, vermutlich geht er früh zugrunde. Polyspermie habe ich weder bei *Ch. foliosum* noch bei *Ch. capitatum* beobachtet. Sie wird für *Beta* angegeben (Artschwager 1927 a).

In Embryosäcken, die 2 Eizellen enthalten, werden gewöhnlich beide befruchtet, während der sekundäre Embryosackkern unbefruchtet bleibt. Die daraus resultierenden beiden Embryonen (Abb. 395 u. 400) gedeihen nicht

lange, da kein Endosperm gebildet wird. — Seltener werden eine Eizelle und der sekundäre Embryosackkern befruchtet. Hierbei bildet sich ein normaler Keimling, und die unbefruchtete Eizelle degeneriert im Laufe der weiteren Entwicklung. Noch seltener, bei gleichzeitigem Eindringen zweier Pollenschläuche in den Embryosack, werden beide Eizellen und der sekundäre Embryosackkern befruchtet. Der überzählige, vierte Spermakern bleibt dann im Embryosack und bläht sich auf. Er verliert seine Chromasie und geht vermutlich früher oder später zugrunde (Abb. 397). Die zwei diploiden Embryonen entwickeln sich gut; ob jedoch beide zur Reife kommen, kann ich nicht mit Sicherheit sagen.

Polyembryonie ist in der Familie der Chenopodiaceae bei *Beta rubra* (Cole 1895) früh bekannt geworden. Sie wurde von Züchtern eingehend studiert (s. Fischer 1956 u. 1957). Die dabei vorgefundenen eineiigen Zwillinge sowie die haploid-diploiden, diploid-diploiden ... Zwillingspaare wurden für genetische Studien und bei der Züchtung verwendet. Über Polyembryonie im allgemeinen vgl. man Ernst (1901), Schnarf (1929), Webber (1940), Johansen (1950), Lebègue (1952), Maheshwari & Sachar (1963) und Yakovlev (1968).

4. Die Endospermentwicklung

Der triploide Endospermkern teilt sich in der Regel etwas früher als die Zygote, seltener vollzieht sich die Teilung in beiden Zellen annähernd synchron. Schon im 4kernigen Stadium, wenn der Embryosack einen 4zelligen Embryo aufweist, haben sich die Endospermkerne im Embryosack äquidistant angeordnet: einer liegt in der Mikropylargegend neben dem Embryo, ein anderer in der chalazalen Region dicht vor den Antipoden, und zwei befinden sich in der Mitte des Embryosacks. Die Endospermkerne sind wenig größer als die von *Ch. capitatum*, und ihre Teilung verläuft etwas langsamer (vgl. hierzu die Tabelle 3).

Sehr häufig treten auch bedeutende Größenunterschiede zwischen den Kernen auf. Manchmal sind die Kerne in der Mikropylar- und Chalazagegend größer als die, welche sich in der Mitte des Embryosacks aufhalten. Seltener nimmt die Kerngröße von der Mikropyle zur Chalaza hin allmählich ab. Ein extremer Fall ist in Abb. 387 wiedergegeben. Hier besaß der Embryosack neben dem 15zelligen Embryo 8 Endospermkerne (in Abb. 387 nur 6 davon gezeichnet), von denen die 4 mikropylaren stark vergrößert waren. In der Chalaza befanden sich die übrigen 4 Kerne, die gerade durch Teilung aus 2 Kernen hervorgegangen waren.

Störungen in der Entwicklung des Endosperms, wie aufgeblähte und degenerierende Kerne, oder ein frühzeitiger Tod des Embryos sind häufig. Die Embryosterblichkeit ist besonders bei 5- bis 6zelligen Embryonen sehr hoch. Wahrscheinlich sind *Ch. foliosum* und *Ch. capitatum* selbststeril. Trifft dies zu, so könnte die Embryosterblichkeit auf Letalfaktoren zurückgeführt werden, die bei vollzogener Selbstbefruchtung in Homozygoten zur Auswirkung gelangen dürften. Charetschko-Sawizkaja (1944) stellte bei *Beta*

vulgaris L. Selbststerilität fest. Die dort beschriebenen Entwicklungsstörungen sind denen bei *Ch. foliosum* und *Ch. capitatum* ähnlich.

Tabelle 3. Verteilung der Zellzahl (Z) auf die jeweiligen Stockwerke bei 20- bis mehrzelligen Embryonen von *Chenopodium foliosum*

Etage	Zellzahl												
l	2	4	4	4	4	4	8	12	14	14	14	21	21
l′	4	7	7	8	8	13	28	24	33	35	40	41	48
m	8	7	8	8	8	15	25	26	40	44	50	43	81
h	2	2	2	2	2	2	6	6	4	6	4	4	4
k	1	1	1	1	2	1	2	2	2	4	2	1	3
o	1	1	2	1	2	1	4	2	4	5	3	3	3
p	2	2	2	4	4	6	4	8	8	8	6	8	8
Z	20	24	26	28	30	42	77	80	105	116	119	121	168
E	32	32	32	8	?	56	?	62	62	64	96	84	32
Abb.	383		384	385				386			388		389

E = Zahl der Endospermkerne
Z = Zellzahl des Embryos
? = Zahl der Endospermkerne nicht zu ermitteln

Entwicklung des Endosperms

Z	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	14	15
E	2	4	4	8	8	8	16	16	16	16	16	8

Wie auch bei *Ch. capitatum* fand ich in Embryosäcken mit bis zu 50zelligem Embryo häufig nur einen einzigen, ungeteilten Endospermkern, bisweilen sogar nur 2 Polkerne, die miteinander noch nicht völlig verschmolzen und unbefruchtet waren. Da ich im letzteren Fall wiederholt keinen Pollenschlauch beobachten konnte, so wäre wenigstens gelegentlich eine parthenogenetische Entwicklung der Eizelle, die zur Bildung haploider Embryonen führen würde, denkbar. Dort, wo ich den Rest des Pollenschlauchs mit Sicherheit ausmachen konnte, käme ein Ausfall der Endospermbefruchtung in Frage. Das Ausbleiben der Teilung des einzigen Endospermkerns dürfte in Embryosäcken mit größeren Embryonen genetische Ursachen haben. Allerdings ist in so fortgeschrittenen Entwicklungsstadien die Entscheidung, ob ein befruchteter oder ein unbefruchteter sekundärer Embryosackkern vorliegt, nicht immer möglich. So hat in einigen dieser Fälle vielleicht nur die Eibefruchtung stattgefunden. Derartige Abnormitäten sind in der Literatur vielfach beschrieben worden (vgl. z. B. Harlan & Pope 1925, Smith 1956). Die Keimlinge dieser endospermlosen Embryosäcke führen natürlich nur ein befristetes Dasein, denn früher oder später gehen sie doch zugrunde.

Die Zellbildung im Endosperm beginnt in der Mikropylargegend und greift allmählich auf die Chalaza über. Sie kann schon eingeleitet werden, wenn im Embryosack ein etwa 120zelliger Embryo und erst ca. 100 Endospermkerne vorhanden sind. Abb. 389/2 zeigt das chalazale Endosperm (noch nucleär) mit den darunterliegenden Antipoden (im Schnitt nur eine getroffen), die auch bei *Ch. foliosum* langlebig sind.

5. Die Embryogenese

Von Details abgesehen stimmt die Embryoentwicklung von *Ch. foliosum* mit der von *Ch. capitatum* vollkommen überein. Die Zygote teilt sich (Abb. 368 u. 369) gewöhnlich etwas später als der Endospermkern oder etwa gleichzeitig mit ihm quer. Aus den entstandenen zwei Zellen ca und cb gehen durch erneute Querteilung, zuerst in cb, dann in ca, 4 in einer Reihe übereinanderliegende Zellen hervor (Abb. 371—373). Bis zu diesem Stadium des 4zelligen Embryos kann man im Embryosack gelegentlich noch den Rest des Pollenschlauchs mit einem X-Körper wahrnehmen (Abb. 370 u. 373).

Äußerst selten teilt sich die Zelle ca mit einer Längswand, indes sich cb quer teilt, wie es z. B. beim Cruciferen-Typ (= Onagrad-Typ von Johansen) üblich ist (s. Maheshwari 1950: 273). Ähnlich soll sich nach Schnarf (1929: 410) hin und wieder auch *Ch. bonus-henricus* verhalten (vgl. Souèges 1920b, Fig. 10, 15 u. 16). Ein nach diesem Prinzip gebauter 4zelliger Embryo ist in Abb. 400 neben einem 3zelligen Synergidenembryo dargestellt. Über beiden Embryonen ist ein vermutlich unbefruchteter sekundärer Embryosackkern und zwischen ihnen der Rest des Pollenschlauchs zu sehen.

Von den Zellen l, l′, m und ci des 4zelligen Embryos werden auf dem Wege zum 8zelligen Embryo zuerst die Zelle ci durch eine Querwand und dann nacheinander die Zellen m, l′ und l durch je eine Längswand geteilt (Abb. 374—378). Der 8zellige Embryo (Abb. 378) weist somit 5 Stockwerke auf (vgl. dazu die Querschnittserien in Abb. 390—393). Auch bei *Ch. foliosum* wird das 16zellige Stadium in der Regel übergangen, an Stelle dessen trifft man das 14zellige (Abb. 382) an. Zu seiner Bildung wird zuerst die Zelle n′ und wenig später die Zelle n des 8zelligen Embryos quer geteilt (Abb. 379 u. 380). Dann folgen Längsteilungen in den Stockwerken m und l′ (Abb. 381). Das Stockwerk l — beim 14zelligen Embryo noch 2zellig — erweist sich wie erwartet als teilungsträge. Seine Zellen können sich im Laufe der weiteren Entwicklung entweder auf die in Abb. 387 (15zelliger Embryo) illustrierte Weise teilen, wobei je zwei verschieden gestaltete Zellen entstehen, die Souèges bei *Ch. bonus-henricus* mit α und β unterschieden hat, oder es können vier gleich gebaute Zellen hervorgebracht werden (Abb. 384 u. 385). Die zweite Teilungsart ist die häufigere.

Während der nun folgenden Entwicklungsphase wird offenbar, daß sich von den 3 Stockwerken l, l′ und m, aus denen später fast der gesamte Embryo entsteht, m durch besonders rege Teilungen hervortut und zum um-

fangreichsten wird (Abb. 383—389). Nach dem 14zelligen Stadium erscheinen Teilungen in den Zellen p, h, k und o. Die Etagen p und h teilen sich zuerst längs (Abb. 383, 384, 394 u. 396 bzw. 383, 388, 389, 394 u. 396), sie können sich aber auch quer teilen (Abb. 385, 386, 388 u. 389 bzw. 384 u. 385); k wird vorherrschend quer (Abb. 386 u. 389), manchmal aber auch längs geteilt (Abb. 396 u. 388); o teilt sich dagegen überwiegend längs (Abb. 384, 386, 388, 389 u. 396). Die 4zellige Hypophyse zeigt in den Abb. 388 und 389 die uns schon von *Ch. capitatum* her bekannten zwei Teilungsmodi.

Beim 80zelligen Embryo (Abb. 386) haben sich in den Stockwerken m und l′ Urperiblem (pe) und Urplerom (pl) sowie die Initialen der Rinde des Sprosses (iec′) ausdifferenziert. Die Dermatogenzellen haben in beiden Stockwerken bereits eine Teilung durchgemacht. In den Abb. 388 und 389 sind die Initialen der Wurzelrinde (iec) und die des Zentralzylinders des Stengels (icc′) deutlich erkennbar. Die Begrenzung eines jeden Stockwerks ist aus den Abbildungen leicht zu ersehen.

Abschließend stellen wir fest, daß auch hier die gleichen Verhältnisse obwalten wie bei *Ch. capitatum*. Stockwerk l besteht aus dem Dermatogen und einer darunterliegenden Zellschicht. Es stellt eine Epiphyse dar und erzeugt den Vegetationspunkt (pvt). Die Kotyledonen gehen folglich aus dem angrenzenden Stockwerk l′ hervor. m liefert das Hypokotyl (phy) und die Radicula. Die Hypophyse (h) trägt zum Abschluß des Würzelchens bei, und die Zellagen k, o und p bilden den eigentlichen Suspensor.

III. Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Chenopodium capitatum und Chenopodium foliosum

Gegen die verbreitete Ansicht, wonach *Ch. capitatum* eine Kulturform von *Ch. foliosum* darstellen soll (vgl. Ulbrich 1934: 495), hat sich Aellen ausgesprochen. Aellen (1960: 606) sieht auf Grund der unterschiedlichen Morphologie ihrer Samen in den beiden Taxa zwei „gut geschiedene Arten". *Ch. capitatum* soll nordamerikanischen Ursprungs sein und vermutlich von dem dort heimischen *Ch. overi* abstammen, *Ch. foliosum* sei dagegen im Orient und in Asien beheimatet.

Hier wird meines Erachtens die Samenmorphologie überbewertet. Sicher heben sich die beiden fraglichen Taxa auf Grund einiger Merkmale wie Habitus, Größe und Form der Samen, Aufblühfolge der Knäuel usw. voneinander ab, sie unterscheiden sich jedoch embryologisch, vor allem in ihrer Embryogenese, von den bisher beschriebenen Arten der Gattung durch derart übereinstimmende artspezifische Feinmerkmale — wir könnten von einem identischen „embryologischen Diagramm" dieser beiden Sippen sprechen —, daß ich sie doch als sehr nahe verwandt ansprechen möchte. G e m e i n s a m k e i t herrscht u. a. in folgenden Merkmalen:

1. der Bildung einer bisher bei den Chenopodiaceae noch nicht beobachteten Epiphyse, die das gesamte Stockwerk l darstellt;

2. der Ausbildung eines mäßig starken Suspensors;
3. dem Zelligwerden des Endosperms, das bei beiden Arten praktisch zum selben Zeitpunkt erfolgt;
4. dem Besitz von auffallend langlebigen Antipoden.

Zu diesen Punkten ließen sich auch andere aus dem Bereich der Morphologie und Anatomie hinzufügen, z. B. die ebenfalls übereinstimmende, vorwiegend akropetale Entwicklung der Trichome beider Taxa. Nach Uphof (1962: 64) sollen sich die Haare in der Gattung *Chenopodium* basipetal entwickeln (vgl. Kapitel „Die Trichome"). — Endgültige Klarheit über die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Sektion *Eublitum* (Moq.) Aellen könnte die Kenntnis der Embryologie von *Ch. overi* bringen, das als nächstes zu untersuchen wäre.

Der Grund, weshalb bei den Chenopodiaceae bis jetzt keine Epiphysenbildung festgestellt wurde, ist wohl darin zu suchen, daß sich die meisten Veröffentlichungen ausschließlich auf die frühe Embryogenese beschränkten. Man war lediglich bemüht herauszufinden, in welche „systematische Schublade" Johansens der untersuchte Entwicklungsgang gehört; auf das Schicksal der einzelnen Zellagen wurde dabei nicht eingegangen. Andererseits liegen bis heute auch nur sehr wenige sorgfältige Untersuchungen vor. Die große Familie der Chenopodiaceae ist embryologisch nahezu unbekannt.

Was den Suspensor betrifft, so fand man unter den Chenopodiaceae neben den massiv verdickten, die durch Längsteilungen, besonders in den Zellagen p und o, keulenförmig werden (vgl. Cohn 1914 und Moser 1931, über *Atriplex;* Souèges 1920 b, über *Ch. bonus-henricus*), auch einzellreihige Suspensoren (Williams 1932, bei *Kochia scoparia;* Mahabale & Solanky 1954 a, bei *Arthrocnemum indicum*), bei denen die besagten Längsteilungen unterbleiben. Bei *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* gehört der Suspensor zum erstgenannten Typ, er ist jedoch wenig verdickt. Bei *Arthrocnemum indicum* soll sich übrigens die der Mikropyle am nächsten liegende, letzte Zelle des Suspensors vergrößern und als Haustorium fungieren. Sollte hier nicht doch der Caryophyllaceen-Typ vorliegen?

D. Zusammenfassung

I. Morphologie und Anatomie

Chenopodium capitatum, Ch. foliosum und etliche andere Vertreter der Chenopodiaceae wurden infloreszenz- und blütenmorphologisch sowie anatomisch untersucht. Folgende wichtigere Ergebnisse wurden erzielt:

1. Die Synfloreszenz von *Ch. capitatum, Ch. foliosum, Ch. album, Ch. ficifolium, Ch. glaucum, Ch. hybridum, Ch. opulifolium* und *Ch. vulvaria* ist von monotelem Bau. Die Blütenstände der beiden zuerst genannten Arten stellen 4- bis 5fache disjunkt-heterokladische Thyrsen des geschlossenen Typs dar.

2. Bei *Ch. capitatum* wurden zwischen den cymosen Knäueln des Endthyrsus und den darunter befindlichen racemosen Spezialthyrsen Übergangs-

formen gefunden, die, zu einer lückenlosen Reihe aneinandergefügt, die ersteren als Hemmungsformen der letzteren erklären.

3. Das erste Knäuel unterhalb der Endblüte von *Ch. capitatum* kann von einer Partialinfloreszenz mit ca. 300 Blüten bis auf deren Tragblatt und ein Staubblatt bzw. auf das Tragblatt allein (als Zwischenblatt) reduziert und u. U. in die Endblüte einbezogen werden (Pseudanthienbildung). Die Pleiomerie der Endblüte ist teilweise auf diese Erscheinung zurückzuführen.

4. Andererseits wurde auch echte Pleiomerie beobachtet, und zwar in der Art, wie sie Lundblad (1922) und Laubengayer (1937) für die Chenopodiaceae und Polygonaceae beschrieben haben.

5. Für die Blüten von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* muß Pentamerie als typisch angesehen werden. Von 5zähligen Blüten leitet sich durch „negatives Dédoublement" das Gros der Blüten her.

6. Die Endblüte, wie auch andere Blüten von *Ch. capitatum*, besitzt des öfteren 2—3 Samenanlagen, deren Auftreten in Verbindung mit der Art ihrer Leitbündelversorgung und mit gewissen Erscheinungen bei Bildungsabweichungen eine Aussage über die Placentation gestatteten: Abnorme Blüten können am Grunde des Ovars beträchtliche Fächerung zeigen und stellen so die eigentlich peltate Natur der Karpelle unter Beweis. Ihre Samenanlagen zeichnen sich durch marginal-mediane Anheftung aus und müssen somit als phyllospor angesehen werden. Beim dimeren Gynoeceum ist das zuerst angelegte, abaxiale (latent peltate) Fruchtblatt fertil, dessen Querzone die einzige kampylotrope und epitrope Samenanlage hervorbringt. Die basale Placentation ist als Folgeerscheinung einer Reduktion anzusehen.

7. Die Zahl der Narben gibt nicht immer, wie Cohn (1914) behauptet, die Zahl der tatsächlich vorhandenen Fruchtblätter an. Nicht allzu selten kommen in der Wandung des Fruchtknotens versteckte Karpelle vor, die keinen Narbenast ausbilden.

8. Entgegen den Äußerungen von Uphof (1962), wonach sich die Trichome in der Gattung *Chenopodium* basipetal entwickeln sollen, wachsen die einzellreihigen Haare bei *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* überwiegend akropetal, aber auch interkalar.

II. Embryologie

Die Embryologie von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* wurde von der ersten Differenzierung der Antheren und Samenanlagen bis zum Bau des reifen Samens verfolgt. Dabei ergaben sich die folgenden Resultate:

9. Die Antheren sind intrors bis latrors und tetrasporangiat. Sie sind mit 4 Wandschichten ausgestattet, die sich nach dem Monokotyledonen-Typ entwickeln. Das 2kernige Tapetum ist parietalen Ursprungs und gehört dem Sekretionstyp an. Oft wird bei beiden Arten auch ein randlicher Symplast gebildet; seltener tritt ein falsches Periplasmodialtapetum auf.

Die Meiose verläuft normal. Während der Diakinese wurden 9 Chromosomenpaare gezählt. Durch simultane Teilung gehen aus jeder Pollenmutterzelle 4 Pollenkörner hervor, die in der Tetrade tetraedrische, isobilaterale oder dekussierte Anordnung zeigen. Die jungen Mikrosporen entwickeln sich nach dem Normaltyp zu 3kernigen Pollenkörnern. Diese sind polyforat, mit ca. 30 Poren versehen. Als Folge irregulärer Meiose wurde Gigaspollen- und Kleinkernbildung beobachtet, besonders häufig in Mikrosporangien, die ein falsches Periplasmodialtapetum besaßen.

Die Keimung des Pollenkorns erfolgt stets monosiphon. Der ektotrophe Pollenschlauch ist imstande, beträchtliche Lufträume zu überbrücken; dabei werden Kallosepfropfen nach dem Ringblenden-Typ gebildet.

10. Die Samenanlage weist 1 (seltener bis zu 6) primäre Archesporzelle auf, aus der unter Abgabe einer Deckzelle eine Makrosporenmutterzelle entsteht. Die Meiose verläuft normal. Als Endprodukt der Reduktionsteilung werden fast immer eine mikropylare Dyadenzelle und 2 Makrosporen hervorgebracht, deren chalazale sich nach dem *Polygonum*-Typ zu einem 8kernigen Embryosack entwickelt. Die ausgewachsene, kampylotrope Samenanlage ist bitegmisch und crassinucellat. Ihr Nucellus besitzt eine 4schichtige Kappe, unter der sich 3 bis 4 Deckzellagen befinden. In der Chalazaregion wird zwischen den beiden Integumenten eine Luftspalte gebildet.

Zur Zeit der Befruchtung sind die birnförmige Eizelle und die Synergiden mit hakenförmigen Leisten versehen; ein Fadenapparat und Synergidenkappen fehlen. Die Antipoden sind langlebig und mindestens bis zur Entwicklung des herzförmigen Embryos nachweisbar. Die Polkerne verschmelzen während der Befruchtung; bei diesem Vorgang gelangt bisweilen vom Embryosack stammendes Plasma in den Zentralkern hinein.

Porogamie ist die Regel. Die doppelte Befruchtung vollzieht sich nach dem „prämitotischen" Typ, gelegentlich auch nach dem „intermediären" Typ. Vereinzelt kommt dispermische Befruchtung der Eizelle vor. Die Endospermbefruchtung kann ausfallen. Vor allem bei *Ch. foliosum* treten oft 2 Embryosäcke im selben Nucellus auf. Auch Synergideneizellen und Polyembryonie wurden beobachtet.

11. Das Endosperm entwickelt sich anfangs nucleär, später wird es cellulär. Wenn der Embryosack bei *Ch. capitatum* ungefähr 130, bei *Ch. foliosum* rund 100 Endospermkerne und einen ca. 170- bzw. 120zelligen Embryo aufweist, setzt die Zellbildung ein. Sie beginnt in der Mikropylargegend und schreitet allmählich zur Chalaza hin fort, bis das ganze Endosperm zellig geworden ist. Dieses Endosperm wird vom Embryo bis auf einen kleinen Rest, der die Radicula bei der Samenreife wie ein Handschuhfinger umhüllt, resorbiert. Ein Teil des Nucellus bleibt erhalten; er lagert Stärke als Reservestoff ein und wird zum Perisperm.

Gewisse Anomalien in der Entwicklung des Endosperms wie auch eine

hohe Sterblichkeitsrate bei Embryonen in bestimmten Entwicklungsstadien deuten auf Selbststerilität hin.

12. Die Embryogenese von *Ch. capitatum* stimmt mit der von *Ch. foliosum* weitgehend überein. Die Zygote teilt sich durch eine Querwand, desgleichen später auch ihre Tochterzellen. Zuerst wird die Basalzelle (cb) geteilt und liefert die Zellen m und ci, dann folgt die Apikalzelle (ca) unter Bildung der Zellen l und l′. Von diesen 4 Zellen teilt sich ci als nächste quer und erzeugt n und n′. Nachdem die Zellen m, l′ und l eine Längsteilung erfahren haben und jede 2zellig geworden ist, wird in n und n′ je eine Querwand eingeschaltet. Dabei gehen aus n die Zellen h und k, aus n′ entsprechend o und p hervor.

Die 3 oberen Etagen l, l′ und m des auf diese Weise entstandenen Embryos liefern den eigentlichen Embryo; die Etagen k, o und p bilden den Suspensor. Stockwerk h wird zur Hypophyse. Diese stellt jedoch keine echte Hypophyse im Sinne von Souèges dar, da von ihr nur die Wurzelhaube (co) ausgeht. Die Initialen der Wurzelrinde (iec) wie auch die Pleriminitialen (icc) gehen aus der Schicht m hervor. Die seitlichen Haubenteile werden durch Periklinalteilungen junger, an die Hypophyse angrenzender Dermatogenzellen nachgeliefert, so daß hier ein Dermokalyptrogen vorliegt. Bei beiden Arten bildet das höchste Stockwerk l eine Epiphyse, wie sie von *Sagina procumbens* (Souèges 1934b) bekannt geworden ist. Der Vegetationspunkt (pvt) geht aus der Epiphyse hervor, die Kotyledonen werden von dem darunterliegenden Stockwerk l′ erzeugt. Hier liegt der Hauptunterschied in der Embryogenese von *Ch. capitatum* und *Ch. foliosum* einerseits und *Ch. bonus-henricus* andererseits.

Der geschilderte Entwicklungsgang gehört auf Grund seines Anfangsverhaltens zum Chenopodiaceen-Typ, ist jedoch keiner der beschriebenen Variationen von Johansen (1950) zuzuordnen.

Summary

I. Inflorescence and flower morphology and anatomy

Some species of the Chenopodiaceae, chiefly *Ch. capitatum* and *Ch. foliosum* have been investigated. The following main results have been obtained:

1. The inflorescences of *Ch. capitatum, Ch. foliosum,* and a few other examined members of the Chenopodiaceae close with a terminal flower (E). They therefore belong to the monotelic type set up by Troll (1964, 1969). The inflorescences of the two mentioned species are thyrses of the 4th to 5th degree and may be best designated after Troll (1969) as "disjunkt-heterocladic pleiothyrses". For the terminology of Troll the reader may be referred to Weberling (1965: 215—221).

The partial inflorescences of *Ch. capitatum* and *Ch. foliosum* are capitula, each being composed of a highly contracted compound dichasium (see Rickett 1955) comprising up to 500 or more flowers in the former.

2. Intermediate forms between the racemose „Spezialthyrsen" (see Troll 1969) and the cymose capitula of the terminal thyrse have been observed in the transition zone, „Übergangsregion" in Fig. 24, of the inflorescence of *Ch. capitatum*. The capitula may be probably regarded as inhibition forms of the „Spezialthyrsen".

3. The first capitulum under the terminal flower of *Ch. capitatum* may occasionally be reduced up to its middle flower or a part thereof (e. g. a stamen) and further up to its bract. In such cases the bract in question which resembles the tepals in every respect, or more seldom the bract together with the remnants of the middle flower fall into the circle of tepals of the terminal fower due to loss of the internode between the two. Apart from the already implied false polymery in the terminal flower, true polymery occurs of the type, which has been reported in the Chenopodiaceae and Polygonaceae by Lundblad (1922) and Laubengayer (1937).

4. The oligomerous flowers of our plants should be regarded as reduced through "negatives Dédoublement".

5. Of special value is the true polymerous terminal flower of *Ch. capitatum* for the question of placentation. These flowers, among others, exhibit 2 to 3 ovules in their usually di- to trimerous ovaries. All ovules in such gynoecia point nearly always with their micropylar region towards the middle of the ovary. See „Blütendiagramme", where the ovules have been symbolized with arrows, the heads of which represent the micropylar region. In addition to this remarkable feature of the ovules, which is in itself highly significant, terminal flowers have been found with conspicuous septae in the base of their ovaries. The single ovule in such gynoecia points likewise into the middle of the gynoecium, appears to be inserted in a marginal-median position to its carpel, and is a definite product of the cross zone (see Just 1939). These data combined with the results of vascular anatomy, general morphology as well as ontogeny of the flowers led the author to the assumption that in the dimerous Chenopodiaceous flower with one ovule, as it is represented in the most flowers of the examined two taxa, the abaxial carpel must be regarded as the fertile one, the adaxial being sterile — an opinion which incidentally was presumed by Čelakovský as long ago as 1876. The ovule is thus epitropous. Reference should, however, be made on this topic to Eckardt (1955) on *Hablitzia tamoides*.

The basal placentation in the Chenopodiaceae therefore proves to be undoubtedly reductive. These results deprive the assumption of stachyospory for the Angiosperms of its sound basis, which it surely never had.

The conception of a "unicarpellate Chenopodiaceous gynoecium" implied by certain authors (see for example Hindmarsh, 1965) is preposterous and disregards the results of a century of morphological research of the gynoecium.

6. The number of stigmas does not always correspond with the number of carpels that are actually present in the Chenopodiaceous gynoecium, as has

been reported by Cohn (1914). The author has reasons to believe and demonstrates (see chapter „Zur Leitbündelversorgung der Gipfelblüte") that in some ovaries a third carpel does not break through and remains hidden in the wall of the gynoecium. One encounters also trimerous gynoecia, in addition to the above mentioned, in which the third carpel exhibits varying degrees of vigour from very narrow and weak carpels without any vascular supply whatsoever up to normally built ones. See also chapters „Die Blütendiagramme" and „Das Gynoeceum".

7. The trichomes of *Ch. capitatum* and *Ch. foliosum* develop mainly in an acropetal mode combined to some extent with intercalar growth (Figs. 322 to 332). This is contrary to Uphof (1962), according to whom the hairs of *Chenopodium* grow basipetally.

II. Embryology

The embryology of the two investigated species *Ch. capitatum* and *Ch. foliosum* shows good conformity. The existing slight variations are of minor importance and regard the size of the ovules, the time of appearance of the resin- or tannin-like substances in the cells of the integuments, the extent of curvature of the embryo etc. Both of our species can be characterized as follows:

8. The anthers are introrse to latrorse and tetrasporangiate with 4 wall layers, the development of which follows the Monocotyledonous type. The tapetum is of parietal origin; its cells become predominantly binucleate at the onset of the reduction division. Only one division of the nuclei has been observed, but the increase of nucleoli — up to 4 may be present in each nucleus — suggests that incomplete mitoses may occur after the first division. The tapetum is of the glandular type, but a false periplasmodium and a „randlicher Symplast" (see Budell 1964 and Fig. 161, 162 in this paper) has also been noted.

In the diakinesis n = 9 chromosomes were counted. Simultaneous cytokinesis follows in the microspore mother cells and the microspore tetrads are tetrahedral, isobilateral or decussate. Each liberated young microspore develops, following the normal type described by Wulff (1939), into a 3-celled pollen grain at the time of shedding. These are polyforate and display about 30 foramina. Ubisch bodies (also called orbicles or plagues) are present. The failure of the reduction division in some microspore mother cells causes the formation of a Gigas type. Other irregularities, mainly due to excessive temperatures during meiosis, lead to the production of micronuclei. Polyspory may occur under such abnormal conditions.

The germination of the normal pollen grains is monosiphonous. The pollen tube is ectotroph; it can bridge large air spaces and exhibits callose plugs, which are built according to the "iris diaphragm type" of Müller-Stoll & Lerch (1957).

9. The mature ovule is campylotropous, bitegmic and crassinucellate. Each of the integuments consists of 2 cell layers. The inner integument forms the micropyle. An air space appears always between the two integuments in the chalazal region. The nucellus displays 1 (occasionally up to 6) subepidermal archesporial cell. This cuts off a parietal cell, which forms 3 to 4 parietal layers lying beneath a nucellar cap of about 3 to 4 cells in thickness at the time of maturity of the embryo sac. The megaspore mother cell undergoes meiosis. A micropylar dyad cell and 2 megaspores are formed, the chalazal of which develops into a *Polygonum* type 8-nucleate embryo sac.

The conspicuous egg cell and the synergids are pyriform; they both possess hooks at the time of fertilization. Neither a filiform apparatus nor a polar cap could be detected on the mature synergids. The antipodals are medium in size, they persist at least up to the late heart stage of the embryo. The author believes they take part in the digestion of the adjacent nucellar tissue, in which they seem to be immersed. They sometimes display large vacuoles, and one cannot help thinking that they might be the seat of some histolytic enzymes.

The polar nuclei fuse during fertilization, and cytoplasm from the embryo sac may be enclosed into the fusion polar during the process. Porogamy is the rule. Double fertilization follows the premitotic type of Gerassimova-Navashina (1957). Dispermic fertilization of the egg cell has been observed. Sometimes only single fertilization takes place. In such cases triple fusion fails; the reverse in which fertilization of the egg does not occur and parthenogenesis results is also possible. The presence of 2 embryo sacs in one nucellus occurs relatively often in *Ch. foliosum*. Egg-like synergids as well as polyembryony were also encountered.

10. Endosperm formation is nuclear until the embryo sac shows an aggregation of about 130 nuclei in the case of *Ch. capitatum*, 100 nuclei in that of *Ch. foliosum*. At this stage the endosperm is accompanied by an embryo comprising about 170 respectively 120 cells. Cell walls initiated at the micropylar region spread gradually towards the chalazal pole, and the endosperm becomes cellular throughout at the time of the heart shaped embryo. Cellular endosperm is disorganized and used up almost completely with the exception of a small amount, which surrounds the radicular portion of the embryo in the manner of a glove.

The mature seed contains in the undigested part of the nucellus beneath the curvature of the horseshoe-shaped embryo an ample supply of starch, which we now justly call a perisperm. Certain abnormalities in the development of the endosperm as well as a high rate in embryo mortality can only be explained in the opinion of the author with an assumption of self sterility and the therewith connected manifestation of lethal factors.

11. During seed development the outer layer of the inner integument gets crushed and disappears. The mature seed disposes of a seed coat composed

of 3 cell layers, the outermost like the innermost of which contain large amounts of resin- or tannin-like deposits. In addition to this a thick cuticle separates the nucellus with the embryo from the seed coat.

12. The embryogeny of the two studied species *Ch. capitatum* and *Ch. foliosum* follows in its broad outlines the Chenopodiad type of Schnarf (1929), Maheshwari (1950) and Johansen (1950). It differs from the type — see Souèges 1920 b, on *Ch. bonus-henricus* — in only one cardinal point, namely in the destination of the tiers l, l′ and m. There are also deviations in the constitution of the suspensor sensu restricto. It is thus not possible to allocate the embryogeny of these two taxa into any of the variations described by Johansen.

The tier l in *Ch. capitatum* and *Ch. foliosum* constitutes in its totality an epiphysis, which engenders only the stem apex (pvt). The cotyledons (pco) are consequently produced from the tier l′ in exactly the same manner as in *Sagina procumbens* (Souèges 1934 b). Further the destination of m is affected which, instead of producing one half of the hypocotyl (phy) as in *Ch. bonus-henricus*, gives rise to the whole of this part of the embryo. As for the suspensor one may say that it remains slender in *Ch. capitatum* and *Ch. foliosum*, that of *Ch.bonus-henricus* on the other hand is more bulky.

Apart from the above mentioned points, there are a few other minor differences of secondary importance. The 16-celled stage for example seems to be skipped over, in its place the 14-celled embryo is realized. The author had in fact considerable difficulty in finding the 16-celled embryo illustrated in Fig. 278 of this paper.

For a detailed description of embryogeny almost identical to that in *Ch. capitatum* and *Ch. foliosum* apart from the already mentioned differences the reader may be referred to the excellent treatise of Souèges (1920 b), which indeed is the only serious publication concerning the Chenopodiaceae hitherto.

E. Literaturverzeichnis

Aellen, P. 1930: Die systematische Stellung und Gliederung der R. Brownschen Gattung *Dysphania*. — Bot. Jahrb. Syst. **63:** 483—490.

— 1960—61: 45. Familie. Chenopodiaceae. — In: Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 2. Aufl., Bd. **III/2,** Liefg. 2, 3, 4.

Anonymus 1895: The phenomenon of Polyembryony. — Nature **51:** 540 (under Notes).

Arber, Agnes 1937: The interpretation of the flower: A study of some aspects of morphological thought. — Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. **12:** 157—184.

Artschwager, E. 1920: On the anatomy of *Chenopodium album* L. — Amer. J. Bot. **7:** 251—260.

— 1927 a: Development of flowers and seed in the sugar beet. — J. Agric. Res. **34:** 1—25.

— 1927 b: Micro- and macrosporogenesis in sugar beet with special reference to the problem of incompatibility. — Mem. Hort. Soc. New York **3:** 295—297.

— 1946: Pollen degeneration in male-sterile sugar beets, with special reference to the tapetal plasmodium. — Amer. J. Bot. **33:** 817.

— 1947: Pollen degeneration in male-sterile sugar beets, with special reference to the tapetal plasmodium. — J. Agric. Res. **75:** 191—197.

Artschwager, E. & Starrett, R. C. 1933: The time factor in fertilization and embryo development in the sugar beet. — J. Agric. Res. **47:** 823—843.

Ascherson, P. & Graebner, P. 1898—99: 8. Reihe. Centrospérmae. 39. Familie. Chenopodiáceae. — In: Ascherson's Flora der Provinz Brandenburg, 2. Aufl., Berlin.

Bandlow, G. 1964: Die Pollensterilität von *Beta vulgaris* L. und deren Artbastarden sowie ihre Verwertung in der Zuckerrübenzüchtung. — Z. Pflanzenzücht. **52:** 160—240.

Barocka, K. H. 1959 a: Untersuchungen an Blüte und Knäuel von *Beta vulgaris* L. — Z. Pflanzenzücht. **42:** 51—67.

— 1959 b: Untersuchungen an Zucker- und Futterrüben im generativen Wachstumsjahr. — Z. Pflanzenzücht. **42:** 242—249.

Bary, A. de 1877: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. — Leipzig.

Baum, Hermine 1949: Der einheitliche Bauplan der Angiospermengynözeen und die Homologie ihrer fertilen Abschnitte. — Oesterr. Bot. Z. **96:** 64—82.

— 1953: Die Peltationsnomenklatur der Karpelle. — Oesterr. Bot. Z. **100:** 424 bis 426.

Baum, Hermine & Leinfellner, W. 1953: Bemerkungen zur Morphologie des Gynözeums der Amentiferen im Hinblick auf Phyllo- und Stachyosporie. — Oesterr. Bot. Z. **100:** 276—291.

Bendi, Sister M. Elienne, Kline, Reverend H. J. & Miller, Helena A. 1949: Vascular differentiation in the apex of *Chenopodium ambrosioides* L. — Amer. J. Bot. **36:** 794.

Bhargava, H. R. 1936: The life history of *Chenopodium album* Linn. — Proc. Indian Acad. Sci. B **4:** 179—200.

Biesalski, E. 1957: Pflanzenfarbenatlas für Gartenbau, Landwirtschaft und Forstwesen mit Farbzeichen nach DIN 6164. — Göttingen, Berlin, Frankfurt.

Billings, F. H. 1934: Male gametophyte of *Atriplex hymenelytra*. — Bot. Gaz. Chicago **95:** 477—484.

Bisalputra, T. 1960: Anatomical and morphological studies in the Chenopodiaceae. I. Inflorescence of *Atriplex* and *Bassia*. — Austral. J. Bot. **8:** 226—242.

— 1961: Anatomical and morphological studies in the Chenopodiaceae. II. Vascularization of the seedling. — Austral. J. Bot. **9:** 1—19.

— 1962: Anatomical and morphological studies in the Chenopodiaceae. III. The primary vascular system and nodal anatomy. — Austral. J. Bot. **10:** 13—24.

Bisalputra, T. & Esau, Katherine 1964: Polarized light study of phloem differentiation in embryo of *Chenopodium album*. — Bot. Gaz. Chicago **125:** 1—7.

Bisalputra, T. & Tucker, Shirley C. 1964: Polarized light study of vascular differentiation in *Chenopodium album*. — Amer. J. Bot. **51:** 675—676.

Bitzek, E. 1928: Der Centrospermenast der Dikotylen. — Bot. Arch. **22:** 257—384.

Bocanzeva, S. P. 1944: Beiträge zu Blütenbiologie und Embryologie des schwarzen Saxaul *Haloxylon ammodendron* Bge. — Bot. Zurn. SSSR **29:** 36—48.

Bocquet, G. 1959: The campylotropous ovule. — Phytomorphology **9:** 222—227.

Bocquet, G. & Bersier, J.-D. 1960: La valeur systématique de l'ovule: développements tératologiques. — Arch. Sci. **13:** 475—496.

Bose, S. & Janick, J. 1961: Karyo-races in *Spinacia oleracea*. — Amer. J. Bot. **48:** 238—241.

Brewbaker, J. L. 1967: The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the Angiosperms. — Amer. J. Bot. **54:** 1069 bis 1083.

Brink, R. A. & Cooper, D. C. 1940: Double fertilization and development of the seed in Angiosperms. — Bot. Gaz. Chicago **102:** 1—25.

— 1947: The Endosperm in seed development. — Bot. Rev. New York **13:** 423 bis 541.

Brown, S. W. 1949: Endomitosis in the Tapetum of the tomato. — Amer. J. Bot. **36:** 703—716.

Brown, W. H. 1938: The bearing of Nectaries on the Phylogeny of the Flowering Plants. — Proc. Amer. Philos. Soc. **79:** 549—594.

Brumfield, R. T. 1941: Asymmetrical spindles in the first microspore division of certain Angiosperms. — Amer. J. Bot. **28:** 713—722.

Buchenau, F. 1869: Ueber die Richtung der Samenknospe bei den Alismaceen. — Jahrb. Wiss. Bot. **7:** 19—33.

Budell, B. 1964: Untersuchungen der Antherenentwicklung einiger Blütenpflanzen. — Z. Bot. **52:** 1—28.

Buell, Katherine M. 1952 a: Developmental morphology in *Dianthus*. I. Structure of the pistil and seed development. — Amer. J. Bot. **39:** 194—210.

— 1952 b: Developmental morphology in *Dianthus* II. Starch accumulation in ovule and seed. — Amer. J. Bot. **39:** 458—467.

Buxbaum, F. 1951: Grundlagen und Methoden einer Erneuerung der Systematik der höheren Pflanzen. — Wien.

— 1953—54: Bedeutung und Anwendung des morphologischen Typus in der systematischen Forschung. — Jahresber. d. Bundesrealgymnasiums in Judenburg.

— 1956: Das Gesetz der Verkürzung der vegetativen Phase in der Familie der Cactaceae. — Oesterr. Bot. Z. **103:** 353—362.

— 1961: Vorläufige Untersuchungen über Umfang, systematische Stellung und Gliederung der Caryophyllales (Centrospermae). — Beitr. Biol. Pfl. **36:** 3—56.

Carniel, K. 1967: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung der Ubischkörperentwicklung in der Gattung *Oxalis*. — Oesterr. Bot. Z. **114:** 490—501.

Castetter, E. F. 1925: Studies on the comparative cytology of the annual and biennial varieties of *Melilotus alba*. — Amer. J. Bot. **12:** 270—286.

Čelakovský, L. 1874: Ueber den Zusammenhang der verschiedenen Methoden morphologischer Forschung. — Lotos **1874:** 1—21.

— 1875: Ueber Placenten und Hemmungsbildungen der Carpelle. — Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss. Prag, Math.-naturwiss. Cl. **1875:** 88—105.

— 1876: Vergleichende Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen. — Abh. Königl. Böhm. Ges. Wiss. Prag, VI. Folge, **8.**

— 1894: Das Reductionsgesetz der Blüthen, das Dédoublement und die Obdiplostemonie. — Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss. Prag, Math.-naturwiss. Cl. **1894:** 1—142.

— 1896—1900: Über den phylogenetischen Entwickelungsgang der Blüte und über den Ursprung der Blumenkrone. I. u. II. Theil. — Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss. Prag, Math.-naturwiss. Cl. **1869:** 1—91, **1900:** 1—221.

— 1899: Epilog zu meiner Schrift über die Placenten der Angiospermen. Nebst einer Theorie des antithetischen Generationswechsels der Pflanzen. — Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss. Prag, Math.-naturwiss. Cl. **1899.**

Charetschko-Sawizkaja, H. 1944: Selbststerilität und Selbstfertilität bei *Beta vulgaris* L. — Z. Pflanzenzücht. **26:** 103—118.

Chopra, R. N. & Sachar, R. C. 1963: Endosperm. — In: Recent Advances in the Embryology of Angiosperms (Ed. P. Maheshwari), p. 135—165. — New Delhi.

Cohn, F. M. 1914: Beiträge zur Kenntnis der Chenopodiaceen. — Flora **106:** 51—89.

Cole, F. J. 1895: Polyembryony. — Nature **51:** 558.

Cooper, D. C. 1933: Nuclear divisions in the tapetal cells of certain Angiosperms. — Amer. J. Bot. **20:** 358—364.

— 1940: Macrosporogenesis and embryology of *Portulaca oleracea*. — Amer. J. Bot. **27:** 326—330.

— 1941: Macrosporogenesis and the development of the seed of *Phryma leptostachya*. — Amer. J. Bot. **28:** 755—761.

— 1946: Double fertilization in *Petunia*. — Amer. J. Bot. **33:** 54—57.

Cooper, G. O. 1935: Cytological studies in the Chenopodiaceae. I. Microsporogenesis and pollen development. — Bot. Gaz. Chicago **97:** 169—178.

Cramer, C. 1864: Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies. — Zürich.

Crété, P. 1963: Embryo. — In: Recent Advances in the Embryology of Angiosperms (Ed. P. Maheshwari), p. 172—220. — New Delhi.

Dahlgren, K. V. O. 1916: Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. — Kongl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. **56** (4).

— 1927 a: Die Befruchtungserscheinungen der Angiospermen. — Hereditas **10:** 169—229.

— 1927 b: Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der deckzellosen Typen. — Jahrb. Wiss. Bot. **67:** 347—426.

— 1927 c: Über das Vorkommen von Stärke in den Embryosäcken der Angiospermen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **45:** 374—384.

— 1928: Hakenförmige Leistenbildungen bei Synergiden. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **46:** 434—443.

— 1938: Hakenbildungen bei Synergiden. 2. Mitteilung. — Svensk Bot. Tidskr. **32:** 221—237.

— 1940: Über den Gynäzeumbau der Gattung *Scleranthus*. — Bot. Not. **1940:** 231—236.

Dambroise, R.-L. 1947: Contribution à l'histoire de l'albumen vrai chez les Centrospermées. — Paris.

Davis, Gwenda L. 1966: Systematic Embryology of the Angiosperms. — New York, London, Sydney.

Dobronz, K. 1935: Beiträge zur Zytologie der Gattung *Aesculus* und deren systematische Auswertung. — Jena.

Douglas, Gertrude E. 1944: The inferior ovary. — Bot. Rev. **10:** 125—186.

Eames, A. J. 1931: The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. — Amer. J. Bot. **18:** 147—189.

— 1961: Morphology of the Angiosperms. — New York.

Echlin, P. 1971: The Role of the Tapetum during Microsporogenesis of Angiosperms. — In: Pollen: Development and Physiology (Ed. J. Heslop-Harrison). — London.

Eckardt, Th. 1937—39: Über Blütenbau und Verwandtschaft des Strandlings, *Littorella lacustris* L. — Hercynia **1:** 154—165.

— 1937: Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. — Nova Acta Leop. **5.**

— 1939: Vergleichende Morphologie des Gynoeceums und der Karpelle. — Chron. Bot. **5:** 153.

— 1954: Morphologische und systematische Auswertung der Placentation von Phytolaccaceen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **67:** 113—128.
— 1955: Nachweis der Blattbürtigkeit („Phyllosporie") grundständiger Samenanlagen bei Centrospermen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **68:** 167—182.
— 1957: Vergleichende Studie über die morphologischen Beziehungen zwischen Fruchtblatt, Samenanlage und Blütenachse bei einigen Angiospermen. — Neue Hefte Morphol. **3.**
— 1964 a: Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. — Phytomorphology **14:** 79—92.
— 1964 b: Centrospermae. — In: Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien **II:** 79—102. — Berlin.
— 1967 a: Blütenbau und Blütenentwicklung von *Dysphania myriocephala* Benth. — Bot. Jahrb. Syst. **86:** 20—37.
— 1967 b: Vergleich von *Dysphania* mit *Chenopodium* und mit Illecebraceae. — Bauhinia **3:** 327—344.
— 1968: Zur Blütenmorphologie von *Dysphania plantaginella* F. v. M. — Phytomorphology **17:** 165—172.
— 1969: Morphology and systematic position of *Dysphania.* — XI. International Bot. Congress Abstracts: **51.** — Washington.
— 1971: Anlegung und Entwicklung der Blüten von *Gyrostemon ramulosus* Desf. — Bot. Jahrb. Syst. **90:** 434—466.
Eichler, A. W. 1875: Blüthendiagramme **I.** — Leipzig
— 1878: Blüthendiagramme **II:** 70—129. — Leipzig.
Engler, A. 1926: Angiospermae. Kurze Erläuterung der Blüten- und Fortpflanzungsverhältnisse nebst Anhang: Prinzipien der systematischen Anordnung. — In: Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl., **14 a.**
— 1964: A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien **II:** Angiospermae, 12. Aufl., hrsg. von H. Melchior. — Berlin.
Erdtman, G. 1952: Pollenmorphology and Plant Taxonomy. I. Angiosperms. — Stockholm.
Ernst, A. 1901: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L. — Flora **88:** 37—77.
Esau, Katherine 1969: Pflanzenanatomie. — Stuttgart.
Fagerlind, F. 1943: Vorkommen und Entstehung von Hakenleisten an Synergiden und Eizellen. — Svensk Bot. Tidskr. **37:** 339—351.
Fahn, A. 1967: Plant Anatomy. — Oxford.
Fahn, A. & Arzee, T. 1959: Vascularization of articulated Chenopodiaceae and the nature of their fleshy cortex. — Amer. J. Bot. **46:** 300—338.
Fahn, A. & Broido, S. 1963: The primary vascularization of the stems and leaves of the genera *Salsola* and *Suaeda* (Chenopodiaceae). — Phytomorphology **13:** 156—165.
Farr, C. H. 1916: Cytokinesis of the pollen mother cells of certain dicotyledons. — Mem. New York Bot. Gard. **6:** 253—317.
Farr, W. K. 1920: Cell division of the pollen-mother-cell of *Cobaea scandens alba.* — Bull. Torrey Bot. Club **47:** 325—338.
Favorsky, N. 1928: Materialien zur Biologie und Embryologie der Zuckerrübe. — Trudy Nauch. Inst. Selek. **2:** 1—8.
Fedorov, An. A. 1969: Chromosome Numbers of Flowering Plants. — V. L. Komarov Bot. Inst., Leningrad, USSR.
Fellenberg, G. 1966: Untersuchungen an Pollenkörnern der Gattung *Beta.* — Flora **156 B:** 1—7.

Fischer, A. 1880: Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. — Jenaische Z. Med. Naturwiss. **7:** 9—132.

Fischer, H. E. 1956: Untersuchungen an Zwillingen von *Beta vulgaris* L. — Züchter **26:** 136—152.

— 1957: Untersuchung an Blattspiralen von *Beta vulgaris* L. Ein Beitrag zum Rechts-Links-Problem. — Beitr. Biol. Pfl. **33:** 219—236.

— 1958: Erfahrungen in der Anwendung von Mitosegiften zur Gewinnung polyploider Pflanzen, insbesondere *Beta*-Rüben. — Deutsche Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin, Wiss. Abh. **34**.

— 1962: Gigaspollen infolge ausbleibender Zytokinese bei *Beta vulgaris* L. — Züchter **32:** 307—311.

Fletcher, H. R., Henderson, D. M. & Prentice, H. T. 1969: International directory of botanical gardens II. — In: Regnum Vegetabile **63**. — Utrecht.

Fossard, R. A. de 1969: Development and histochemistry of the endothecium in the anthers of in vitro grown *Chenopodium rubrum* L. — Bot. Gaz. Chicago **130:** 10—22.

Friedrich, H. Ch. 1956: Studien über die natürliche Verwandtschaft der Plumbaginales und Centrospermae. — Phyton (Horn) **6:** 220—263.

Fron, M. G. 1899: Recherches anatomiques sur la racine et la tige des Chénopodiacées. — Ann. Sci. Nat. (Paris) **8:** 157—240.

Geitler, L. 1935: Beobachtungen über die erste Teilung im Pollenkorn der Angiospermen. — Planta **24:** 361—386.

— 1953: Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. — Protoplasmatologia **VI C**.

Gerassimova, Helen 1933: Fertilization in *Crepis capillaris*. — Cellule **42:** 101—148.

Gerassimova-Navashina, Helen 1957: On some cytological principles underlying double fertilization. — Phytomorphology **7:** 150—167.

Gheoghieff, St. 1887: Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Chenopodiaceen. — Bot. Centralbl. **30 u. 31**.

Gifford, E. M. Jr. & Tepper, H. B. 1961: Ontogeny of the inflorescence in *Chenopodium album*. — Amer. J. Bot. **48:** 657—667.

Goebel, K. (1911): Morphologische und biologische Bemerkungen. 19. Über „gepaarte" Blattanlagen. — Flora **103:** 248—262.

— 1931: Blütenbildung und Sproßgestaltung (Anthokladien und Infloreszenzen). — Jena.

— 1932: Organographie der Pflanzen, 3. Teil: Samenpflanzen. 3. Aufl. — Jena.

Guédès, M. 1966: Stamen, carpel and ovule. The teratological approach to their interpretation. — Advanc. Front. Plant Sci. **14:** 43—108.

Guttenberg, H. von 1960: Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. — In: Handbuch d. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., **8** (3) — Berlin.

Habermann, A. 1906: Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen. — Beih. Bot. Centralbl. **20:** 300—316.

Hagerup, O. 1936: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch Gnetales und Coniferae. II. Centrospermae. — Kongl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Medd. **13:** 1—60.

Hallier, H. 1912: L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. — Arch. Néerl. Sci. Exact. Natur., Sér. **III B/1:** 146—234.

Hamann, U. 1958: Morphologische und histogenetische Studien an *Veronica*-Arten. I. Zur Morphologie der Blütenstände im Hinblick auf einen allgemeinen Infloreszenzbegriff. — Bot. Jahrb. Syst. **78:** 69—118.

— 1966: Embryologische, morphologisch-anatomische und systematische Untersuchungen an Philydraceen. — Willdenowia, Beih. **4**: 1—178.

Hanstein, J. 1870: Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. — Bot. Abh. Morphol. Physiol. **1**. — Bonn.

Harlan, H. V. & Pope, M. N. 1925: Some cases of apparent single fertilization in Barley. — Amer. J. Bot. **12**: 50—53.

Hartl, D. 1956: Morphologische Studien am Pistill der Scrophulariaceen. — Oesterr. Bot. Z. **103**: 185—242.

Hasitschka, Gertrude & Tschermak-Woess, Elisabeth 1954: Über die endomitotische Polyploidisierung im Zuge der Differenzierung von Trichomen und Trichozysten bei Angiospermen. — Oesterr. Bot. Z. **101**: 97—117.

Haustein, E. 1967: Befruchtung der Archegoniaten und Blütenpflanzen. — In: Handbuch d. Pflanzenphysiologie **18**: 407—446.

Heel, D. J. P. van 1925: Onderzoekingen over de ontwikkeling van de anthere, van den zaadknop en van het zaad bij *Beta vulgaris* L. — Delft.

Hegelmaier, F. 1885: Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms. — Nova Acta Leop. **49**.

Hegnauer, R. 1964: Chemotaxonomie der Pflanzen **III**: 409—426 (Chenopodiaceae inkl. Dysphaniaceae). — Basel.

Heimerl, A. 1934: Phytolaccaceae. — In: Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl., **16 c**: 135—164.

Heinisch, O. 1951: Beitrag zur Kenntnis der Blüh- und Befruchtungsverhältnisse bei *Beta vulgaris* L. — Z. Pflanzenzücht. **30**: 405—413.

Hellwig, F. 1886: Über den Ursprung der Ackerunkräuter und der Ruderalflora Deutschlands. — Bot. Jahrb. Syst. **7**: 343—434.

Heslop-Harrison, J. 1952: A reconsideration of plant teratology. — Phyton (Horn) **4**: 19—34.

— 1964: New concepts in flowering-plant taxonomy. — London.

— 1971: Pollen: Development and Physiology. — London.

Hindmarsh, Gwenneth J. 1966: An embryological study of five species of *Bassia* All. (Chenopodiaceae). — Proc. Linn. Soc. New South Wales **90**: 274—289.

Hummel, K. & Staesche, Karin 1962: Die Verbreitung der Haartypen in den natürlichen Verwandtschaftsgruppen. — In: Handbuch d. Pflanzenanatomie **4** (5). — Berlin.

Huss, H. A. 1906: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. — Beih. Bot. Centralbl. **20**: 77—172.

Janchen, E. 1950 a: Die Herkunft der Angiospermenblüte und die systematische Stellung der Apetalen. — Oesterr. Bot. Z. **97**: 129—166.

— 1950 b: Beiträge zur Benennung, Verbreitung und Anordnung der Farn- und Blütenpflanzen Österreichs, II. 44. Chenopodiaceae. — Phyton (Horn) **2**: 302—315.

Johansen, D. A. 1950: Plant Embryology. — Waltham, Mass.

Johri, B. M. & Bhatnagar, S. P. 1955: A contribution to the morphology and life history of *Aristolochia*. — Phytomorphology **5**: 123—137.

Joshi, A. C. & Kajale, L. B. 1937: Fertilization and seed development in Amaranthaceae. — Proc. Indian Acad. Sci. **5 B**: 91—100.

Juhnke, Gerda & Winkler, H. 1938: Der Balg als Grundelement des Angiospermen-Gynaeceums. — Beitr. Biol. Pfl. **25**: 290—324.

Junell, S. 1934: Zur Gynäceummorphologie und Systematik der Verbenaceen und Labiaten nebst Bemerkungen über ihre Samenentwicklung. — Symb. Bot. Upsal. **4**: 1—219.

Just, Th. 1939: The morphology of the flower. The typological approach to the nature of the flower. — Bot. Rev. **5:** 115—131.

Kajale, L. B. 1954: A contribution to the Embryology of the Phytolaccaceae. II. Fertilization and the development of embryo, seed and fruit in *Rivina humilis* Linn. and *Phytolacca dioica* Linn. — J. Indian Bot. Soc. **33:** 206—225.

Kappert, H. 1933: Erbliche Polyembryonie bei *Linum usitatissimum*. — Biol. Zentralbl. **53:** 276—307.

Kaussmann, B. 1963: Pflanzenanatomie. — Jena.

Kater, J. A. Mc 1940: Amitosis. — Bot. Rev. New York **6:** 164—180.

Kjellmark, S. 1934: Einige neue Chromosomenzahlen in der Familie Chenopodiaceae (vorläufige Mitteilung). — Bot. Not. **1934:** 136—140.

Knuth, P. 1899: Handbuch der Blütenbiologie unter Zugrundelegung von Hermann Müllers Werk: „Die Befruchtung der Blumen durch Insekten", **2** (2). — Leipzig.

Kobabe, G. 1967: Männliche Sterilität bei Spinat (*Spinacia oleracea* L.) — Z. Pflanzenzücht. **57:** 114—122.

Konycheva, V. 1962: Biology of flowering and embryology of *Salsola rigida* Pall. — Uzbeksk. Biol. Zurn. **6:** 43—48.

Kowal, T. 1953: Klucz do oznaczania nasion rodzajów *Chenopodium* L. i *Atriplex* L. (A key for the determination of the seeds of the genera *Chenopodium* L. and *Atriplex* L.) — Monogr. Bot. **1:** 87—163.

Lam, H. J. 1948 a: A new system of the Cormophyta. — Blumea **6:** 282—289.

— 1948 b: Classification and the New Morphology. — Acta Biotheor. **8** (4): 107 bis 154.

— 1950: Stachyospory and phyllospory as factors in the natural system of the Cormophyta. — Svensk Bot. Tidskr. **44:** 517—534.

Lawrence, G. H. M., Buchheim, A. F. G., Daniels, G. S. & Dolezal, H. 1968: Botanico-Periodicum-Huntianum. — Pittsburgh, Pa.

Laubengayer, R. A. 1937: Studies in the anatomy and morphology of the Polygonaceous flower. — Amer. J. Bot. **24:** 329—344.

Lebègue, A. 1952: La polyembryonie chez les Angiospermes. — Bull. Soc. Bot. France **99:** 329—367.

Ledbetter, Myron C. & Porter, Keith R. 1970: Introduction to the Fine Structure of Plant Cells. — Berlin.

Leinfellner, W. 1950: Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. — Oesterr. Bot. Z. **97:** 404—436.

— 1953: Die basiläre Plazenta von *Plumbago capensis*. — Oesterr. Bot. Z. **100:** 426—429.

Levan, A. 1939: Abnorm utformning av pollen inom ett pollenfack av *Beta* (Abnorm formation of pollen inside a pollen sac of *Beta*). — Bot. Not. **3:** 463—465.

Linskens, H. F. 1967: Pollen. — In: Handbuch d. Pflanzenphysiologie **18:** 368—406.

Lötscher, K. P. 1905: Über den Bau und die Funktion der Antipoden in den Angiospermen-Samenanlagen. — Flora **94:** 213—262.

Lundblad, H. 1922: Über die baumechanischen Vorgänge bei der Entstehung von Anomomerie bei homochlamydeischen Blüten sowie damit zusammenhängende Fragen. — Lund.

Mahabale, T. S. & Solanky, I. N. 1953 a: Studies in the Chenopodiaceae I. Embryology of *Suaeda fruticosa* Forsk. — J. Univ. Bombay **21:** 81—92.

— — 1953 b: Studies in the Chenopodiaceae III. Embryology of *Kochia scoparia* Schrad. — J. Univ. Bombay **22:** 18—25.

— — 1954a: Studies in the Chenopodiaceae II. Embryology of *Arthrocnemum indicum* Moq. — Proc. Indian Acad. Sci., Sect. B. **39:** 212—222.

— — 1954b: Studies in the Chenopodiaceae IV. Embryology of *Chenopodium ambrosioides* Linn. — J. Univ. Bombay **22:** 31—42.

— — 1954c: Studies in the Chenopodiaceae V. Embryology of *Chenopodium murale* Linn. — J. Univ. Bombay **23:** 25—37.

Maheshwari, P. 1933: Notes on staining with iron-alum Haematoxylin. — J. Indian Bot. Soc. **12:** 129—130.

— 1950: An introduction to the embryology of Angiosperms. — New York.

Maheshwari, P. & Sachar, R. C. 1963: Polyembryony. — In: Recent Advances in the Embryology of Angiosperms (Ed. P. Maheshwari), p. 265—296. — New Delhi.

Martin, A. C. 1946: The comparative internal Morphology of seeds. — Amer. Midl. Naturalist **36:** 513—660.

Masters, M. T. 1886: Pflanzen-Teratologie. — Leipzig.

Matsuda, M. 1928: On the origin of big pollen grains with abnormal number of chromosomes. — Cellule **38:** 215—242.

Matthysen, J. O. 1912: Cytologische und anatomische Untersuchungen an *Beta vulgaris*, nebst einigen Bemerkungen über die Enzyme dieser Pflanze. — Z. Ver. Deutsch. Zuckerindustrie N. F. **49:** 137—151.

Mauritzon, J. 1934: Ein Beitrag zur Embryologie der Phytolaccaceen und Cactaceen. — Bot. Not. **1934:** 111—135.

Mc Lean, R. C. & Ivimey-Cook, W. R. 1956: Textbook of Theoretical Botany, Vol. **II.** — London.

Meeuse, A. D. J. 1963 a: From ovule to ovary: A contribution to the phylogeny of the megasporangium. — Acta Biotheor. **XVI:** 127—182.

— 1963 b: Stachyospory, Phyllospory and Morphogenesis. — Advanc. Front. Plant Sci. **7:** 115—156.

Metcalfe, C. R. & Chalk, L. 1950: Anatomy of the Dicotyledons, Vol. **II.** — Oxford.

Meunier, A. 1890: Les téguments séminaux des Cyclospermées. — Cellule **6.**

Meyer, Vesta G. 1966: Flower abnormalities. — Bot. Rev. **32:** 165—218.

Michaelis, P. 1926: Über den Einfluß der Kälte auf die Reduktionsteilung von *Epilobium.* — Planta **1:** 569—581.

Miller, Helena A., Kline, Reverend H. J. & Weber, A. V. 1959: The development of the androecium, the gynoecium and the embryo of *Chenopodium ambrosioides* L. — Congr. Internatl. **9:** 263—264.

Moeliono, B. M. 1970: Cauline or Carpellary Placentation among Dicotyledons, I and II, the Cauline ovules of Centrosperms. — Assen.

Mol, W. E. de 1934: Die Entstehungsweise anomaler Pollenkörner bei Hyazinthen, Tulpen und Narzissen. — Cytologia **5:** 31—65.

Moquin-Tandon, A. 1841: Éléments de Tératologie Végétale. — Paris.

Moser, H. 1931: *Atriplexstudien.* — Wien.

Müller-Stoll, W. R. & Lerch, G. 1957: Über Nachweis, Entstehung und Eigenschaften der Kallosebildungen in Pollenschläuchen. — Flora **144:** 297—344.

Netolitzky, F. 1926: Anatomie der Angiospermensamen. — In: Handbuch d. Pflanzenanatomie, II. Abt., **10.** — Berlin.

— 1932: Die Pflanzenhaare. — In: Handbuch d. Pflanzenanatomie **IV.** — Berlin.

Oksijuk, P. 1927: Entwicklungsgeschichte der Zuckerrübe *(Beta vulgaris).* — Bull. Jard. Bot. Kiew. **5—6:** 148—164.

— 1928: Zur Blütenbiologie der Zuckerrübe. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **46:** 403—408.

Pankow, H. 1962: Histogenetische Studien an den Blüten einiger Phanerogamen. — Bot. Stud. **13:** 1—106.

Parkin, J. 1955: A plea for a simpler gynoecium. — Phytomorphology **5:** 46—57.

Pax, F. 1889: Caryophyllaceae. — In: Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., 1. Aufl., **III/1 b:** 61—94.

Payer, J. B. 1857: Traité d'organogénie comparée de la fleur. — Paris.

Penzig, O. 1922: Pflanzen-Teratologie, 2. Aufl., **3.** — Berlin.

Pfeiffer, H. 1926: Das abnorme Dickenwachstum. — In: Handbuch d. Pflanzenanatomie, II. Abt., 2. Teil, **IX.**

Pijl, L. van der 1969: Principles of dispersal in higher plants. — Berlin.

Poddubnaja-Arnoldi, V. A. 1964: Allgemeine Embryologie der Angiospermen. — Moskau.

Porsch, O. 1913: Die Abstammung der Monocotylen und die Blütennektarien. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **31:** 580—590.

Puri, V. 1952: Placentation in Angiosperms. — Bot. Rev. **18:** 603—651.

— 1961: The classical concept of Angiosperm carpel: a reassessment. — J. Indian Bot. Soc. **40:** 511—524.

— 1963: On the relation between ovule and carpel. — J. Indian Bot. Soc. **42 A:** 189—198.

Puri, V. & Singh, B. 1935: Studies in the family Amaranthaceae. I. The life-history of *Digera arvensis* Forsk. — Proc. Indian Acad. Sci. **I** (12): 893—908.

Rao, V. S. 1938: The correlation between embryo type and endosperm type. — Ann. Bot. (London) **52:** 535—536.

Rauh, W. 1950: Morphologie der Nutzpflanzen. — Heidelberg.

Rauh, W. & Reznik, H. 1961: Zur Frage der systematischen Stellung der Didiereaceen. Bot. Jahrb. Syst. **81:** 94—105.

Rauh, W. & Schölch, H. F. 1965: Weitere Untersuchungen an Didiereaceen. 2. Teil: Infloreszenz-, blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen mit Ausblick auf die systematische Stellung der Didiereaceen. — Heidelberg.

Richter-Landmann, Waldtraut 1959: Der Befruchtungsvorgang bei *Impatiens glandulifera* Royle unter Berücksichtigung der plasmatischen Organelle von Spermazelle, Eizelle und Zygote. — Planta **53:** 162—177.

Rickett, H. W. 1944: The classification of inflorescences. — Bot. Rev. **10:** 187—231.

— 1954: Materials for a dictionary of botanical terms. II. — Bull. Torrey Bot. Club **81:** 188—198.

— 1955: Materials for a dictionary of botanical terms. III. Inflorescences. — Bull. Torrey Bot. Club **82:** 419—445.

Rocén, Th. 1927: Zur Embryologie der Centrospermen. — Uppsala.

Rohrbach, U. 1965: Beiträge zum Problem der Pollensterilität bei *Beta vulgaris* L. I. Untersuchungen über die Ontogenese des Phänotyps. — Z. Pflanzenzücht. **53:** 105—124.

Rohweder, O. 1965 a: Centrospermen-Studien. 1. Der Blütenbau bei *Uebelinia kiwuensis* T. C. E. Fries (Caryophyllaceae). — Bot. Jahrb. Syst. **83:** 406—418.

— 1965 b: Centrospermen-Studien. 2. Entwicklung und morphologische Deutung des Gynöciums bei *Phytolacca*. — Bot. Jahrb. Syst. **84:** 509—526.

Romell, G. L. 1919: Notes on the embryology of *Salsola kali* L. — Svensk Bot. Tidskr. **13:** 212—214.

Rosenthal, Christine, 1957: Beobachtungen über die Mikrosporenbildung oktoploider *Beta*-Rüben. — Züchter **27:** 280—284.

Roth, Ingrid 1962: Histogenese und morphologische Deutung der basilären Plazenta von *Armeria*. — Oesterr. Bot. Z. **109:** 18—40.

— 1963: Histogenese und morphologische Deutung der Zentralplazenta von *Cerastium*. — Bot. Jahrb. Syst. **82:** 110—118.

Rutishauser, A. 1969: Embryologie und Fortpflanzungsbiologie der Angiospermen. Eine Einführung. — Wien.

Sass, J. E. 1951: Botanical microtechnique. 2nd. Ed. — Iowa.

Saunders, Edith R. 1933: The cause of petaloid colouring in 'Apetalous' flowers. — J. Linn. Soc. Bot. **49:** 199—218.

Savitsky, Helen 1950: Embryology of mono- and multigerm fruits in the genus *Beta* L. — Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. **6:** 161—164.

Schleiden, M. J. 1842: Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. — Leipzig.

Schnarf, K. 1929: Embryologie der Angiospermen. — In: Handbuch d. Pflanzenanatomie, II. Abt., 2. Teil. — Berlin.

— 1931: Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Berlin.

— 1941: Vergleichende Cytologie des Geschlechtsapparates der Kormophyten. — Berlin.

Seitz, F. W. 1937: Ueber die Befruchtungsverhältnisse der Zuckerrübe. — Zuckerrübenbau **19:** 85—93, 111—116.

Smetka, E. 1950: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Beta vulgaris* L. var. *rapa* Dum. und var. *altissima* D. C. im zweiten Vegetationsjahr. — Greifswald.

Smith, B. W. 1956: *Arachis hypogaea*. Normal megasporogenesis and syngamy with occasional single fertilization. — Amer. J. Bot. **43:** 81—89.

Solereder, H. 1899: Systematische Anatomie der Dicotyledonen. — Stuttgart.

Soó, R. 1953: Die modernen Grundsätze der Phylogenie im neuen System der Blütenpflanzen. — Acta Biol. Acad. Sci. Hung. **4:** 257—296.

— 1967 a: Die modernen Systeme der Angiospermen. — Acta Biol. Acad. Sci. Hung. **13:** 201—233.

— 1967 b: Hauptzüge der Evolution der Embryophyten. — Feddes Repert. **76:** 63—81.

Souèges, R. 1920 a: Embryogénie des Chénopodiacées. Développement de l'embryon chez le *Chenopodium Bonus-Henricus* L. — C. R. Hebd. Séances Acad. Sci. **CLXX:** 467.

— 1920 b: Développement de l'embryon chez le *Chenopodium Bonus-Henricus* L. Bull. Soc. Bot. France **67:** 233—257.

— 1934 a: Recherches sur les Chénopodiacées. — In: Titres et Travaux Scientifiques. — Saint-Dizier.

— 1934 b: Recherches sur les Caryophyllacées. — In: Titres et Travaux Scientifiques. — Saint-Dizier.

— 1939: Embryogénie et classification. L'archétype du *Chenopodium Bonus-Henricus* L. (p. 66—71). — Paris.

Sprotte, K. 1940: Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. — Bot. Arch. **40:** 463—506.

Stauffer, H. U. 1963: Gestaltwandel bei Blütenständen von Dicotyledonen. — Bot. Jahrb. Syst. **82:** 216—251.

Steffen, K. 1951: Zur Kenntnis des Befruchtungsvorganges bei *Impatiens glanduligera* Lindl. Cytologische Studien am Embryosack der Balsamineen. — Planta **39:** 175—244.

— 1953: Zytologische Untersuchungen an Pollenkorn und -schlauch. I. Phasenkontrast-optische Lebenduntersuchungen an Pollenschläuchen von *Galanthus nivalis*. — Flora **140:** 140—174.

— 1963 a: Male gametophyte. — In: Recent Advances in the Embryology of Angiosperms (Ed. P. Maheshwari), p. 15—40. — New Delhi.

— 1963 b: Fertilization. — In: Recent Advances in the Embryology of Angiosperms (Ed. P. Maheshwari), p. 105—121. — New Delhi.

Stevens, O. A. 1932: The number and weight of seeds produced by weeds. — Amer. J. Bot. **19:** 784—795.

Stomps, Th. J. 1910: Kerndeeling en synapsis bij *Spinacia oleracea*. — Amsterdam.

Suessenguth, K. & Merxmüller, H. 1952: Über die Herkunft der Angiospermen. — Phyton (Horn) **4:** 1—18.

Sugiura, T. 1927: Some observations on the meiosis of the pollen mother cells of *Carica papaya, Myrica rubra, Aucuba japonica* and *Beta vulgaris*. — Bot. Mag. (Tokyo) **41:** 219—224.

Swamy, B. G. L. & Padmanabhan, D. 1962: A reconnaissance of Angiosperm embryogenesis. — J. Indian Bot. Soc. **41:** 422—439.

Takhtajan, A. 1959: Die Evolution der Angiospermen. — Jena.

Tieghem, Ph. van 1871: Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. — Mém. Savants étrangers à l'Inst. **21:** 1—261.

Tischler, G. 1951: Allgemeine Pflanzenkaryologie. — In: Handbuch d. Pflanzenanatomie, I. Abt., 1. Teil, **2**.

Troll, W. 1928 a: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. — Berlin.

— 1928 b: Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums und des coenokarpen Gynaeceums überhaupt. — Planta **6:** 255—276.

— 1929: Grundprobleme der Pflanzenmorphologie und der Biologie überhaupt. — Biol. Zentralbl. **49:** 43—60.

— 1931: Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. I. Über das Gynaeceum der Hydrocharitaceen. — Planta **14:** 1—18.

— 1932: Morphologie der schildförmigen Blätter. — Planta **17:** 153—314.

— 1932—1951: Morphologie einschließlich Anatomie. — In: Fortschr. Bot. **1—13.**

— 1934: Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. IV. Über das Gynaeceum der Nymphaeaceen. — Planta **21:** 447—485.

— 1939: Die morphologische Natur der Karpelle. — Chron. Bot. **5:** 38—41.

— 1950: Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die blühende Region krautiger Pflanzen. — Abh. Akad. Lit. Mainz **1950** (15): 377—415.

— 1954 u. 1957: Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Teil I u. II. — Jena.

— 1963: Kommission für biologische Forschung. Bericht I. Botanischer Teil, p. 113—134. — In: Jahrb. **1963** Akad. Lit. Mainz.

— 1964: Die Infloreszenzen I. — Stuttgart.

— 1969: Die Infloreszenzen II, 1. Teil. — Stuttgart.

Troll, W. & Heidenhain, B. 1951: Beiträge zur Kenntnis racemöser Infloreszenzformen. — Abh. Akad. Lit. Mainz **1951,** p. 141—213.

Ubisch, G. von 1927: Zur Entwicklungsgeschichte der Antheren. — Planta **3:** 490—495.

Ulbrich, E. 1934: Chenopodiaceae. — In: Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl., **16 c:** 381—584.

Unruh, M. 1939: Die morphologische Bedeutung des Karpells. Ein kritischer Sammelbericht. — Beitr. Biol. Pfl. **26:** 89—124.

Uphof, J. C. Th. 1962: Plant Hairs. — In: Handbuch d. Pflanzenanatomie **4,** Teil 5. — Berlin.

Vazart, B. 1958: Différenciation des cellules sexuelles et fécondation chez les Phanérogames. — **Protoplasmatologia 7/3 a.**

Velenovský, J. 1905—13: Vergleichende Morphologie der Pflanzen. I—IV. — Prag.

Volkens, G. 1893: Chenopodiaceae. — In: Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., 1. Aufl., **III/1 a:** 36—91.

Wahl, H. A. 1954: A preliminary study of the genus *Chenopodium* in North America. — Bartonia **27:** 1—46.
Walter, H. 1906: Die Diagramme der Phytolaccaceen. — Erlangen.
— 1909: Phytolaccaceae. — In: Pflanzenreich **39.**
Warburg, O. 1913: Chenopodiaceae. — In: Die Pflanzenwelt **I:** 537—578.
Wardlaw, C. W. 1955: Embryogenesis in Plants. — London.
— 1968: Morphogenesis in Plants (A contemporary study). — London.
Warming, E. 1878: De l'ovule. — Ann. Sci. Nat. (Paris) **6:** 177—266.
Webber, J. M. 1940: Polyembryony. — Bot. Rev. **6:** 575—598.
Weberling, F. 1961: Die Infloreszenzen der Valerianaceen und ihre systematische Bedeutung. — Abh. Akad. Lit. Mainz **1961** (5): 155—281.
— 1963: Homologien im Infloreszenzbereich und ihr systematischer Wert. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **76:** (102)—(112).
— 1965: Typology of Inflorescences. — J. Linn. Soc. Bot. **59:** 215—221.
Weiling, F. 1958: Über das Auftreten und die Bedeutung diploider Pflanzen mit Gigaspollen. — Flora **146:** 340—353.
Wettstein, R. von 1935: Handbuch der systematischen Botanik, 4. Aufl. — Leipzig und Wien.
Williams, Marion E. 1932: The development of the embryo of *Kochia scoparia.* — Bull. Torrey Bot. Club **59:** 391—400.
Winkler, H. 1941: Neue Deutung altbekannter Fruchtformen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **59:** 104—109.
Witkus, E. R. 1945: Endomitotic tapetal cell divisions in *Spinacia.* — Amer. J. Bot. **32:** 326—330.
Wittstein, G. C. 1852: Etymologisch-botanisches Handwörterbuch. — Ansbach.
Worsdell, W. C. 1915—16: The principles of Plant-teratology. — London.
Wulff, H. D. 1939: Die Entwicklung der Pollenkörner von *Triglochin palustris* und die verschiedenen Typen der Pollenkornentwicklung der Angiospermen. — Jahrb. Wiss. Bot. **88:** 141—168.
Wunderlich, Rosalie 1954: Über das Antherentapetum mit besonderer Berücksichtigung seiner Kernzahl. — Oesterr. Bot. Z. **101:** 1—63.
— 1968: Some remarks on the taxonomic significance of the seed coat. — Phytomorphology **17:** 301—311.
Wydler, H. 1851: Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen. — Flora **34:** 344—347.
— 1878: Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blütenstände. — Jahrb. Wiss. Bot. **11:** 324—327.
Yakovlev, M. S. 1968: Polyembryony in higher plants and principles of its classification. — Phytomorphology **17:** 278—282.
Zimmermann, W. 1965: Die Telomtheorie. — Stuttgart.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 2. Februar 1972.

Anschrift des Verfassers:
Madjit Ismail Hakki, Ruhr-Universität Bochum, Abteilung für Biologie, 463 Bochum-Querenburg (Postfach 2148)

Verwendete Abkürzungen

im morphologischen Teil:

A	Anthere, Staubblatt bzw. dessen Leitbündel
α, β	Vorblätter
BZ	Bereicherungszone
C, C′	Karpell bzw. dessen Leitbündel
D	Tragblatt, Deckblatt
E	Endblüte (Gipfelblüte, Terminalblüte) des Endthyrsus
E^1—E^n	Endblüten der Spezialthyrsen 1.—n. Ordnung bzw. Mittelblüten der Knäuel
EJ	Endinternodium
Ep	Epipodium
Hp	Hypopodium
HZ	Hemmungszone
Mp	Mesopodium
P	Perigonblatt bzw. dessen Leitbündel
Pc	Parakladium
Pi	Pistill
PI	Partialinfloreszenz
SA	Samenanlage bzw. deren Leitbündel
St	Staubblatt
Std	Staminodium
UB	Unterbau
Zb	Zwischenblatt

im embryologischen Teil:

ca	Apikalzelle (cellule apicale du proembryon bicellulaire)
cb	Basalzelle (cellule basale du proembryon bicellulaire)
l, l′	Tochterzellen von ca (cellules-filles de ca)
m	Zwischenzelle (cellule intermédiaire de la tétrade)
ci	untere Zelle (cellule inférieure de la tétrade)
n, n′	Tochterzellen von ci (cellules-filles de ci)
h, k	Tochterzellen von n (cellules-filles de n)
o, p	Tochterzellen von n′ (cellules-filles de n′)
ÄJ	äußeres Integument
C_1	äußere Cuticularhaut (Cuticula des äußeren Integuments)
C_n	innere Cuticularhaut (Cuticula des Nucellus)
co	Wurzelhaube bzw. Columella (coiffe)
cot	Initialen des Kotyledos (initiales du cotylédon)
de	Dermatogen (dermatogène)
E	Endosperm bzw. Zahl der Endospermkerne
En	Endothecium
Ep	Epidermis
h	Hypophyse (hypophyse)
icc, icc′	Initialen des Zentralzylinders der Wurzel bzw. des Stengels (initiales du cylindre central du côté de la racine et de la tige)
iec, iec′	Initialen der Rinde der Wurzel bzw. des Stengels (initiales de l'écorce de la racine et de la tige)
iep	Initialen der Stengelepidermis (initiales de l'épiderme de la tige)
JJ	inneres Integument

mc, mc′	Rindenmeristem des Kotyledos (méristème cortical, externe et interne, du cotylédon)
MMZ	Makrosporenmutterzelle
mv	Leitbündelmeristem des Kotyledos (méristème vasculaire du cotylédon)
N	Nucellus
Pb	Primärblatt
pe, pl, pr	Periblem, Plerom und Perizykel der Wurzel (périblème, plérome et péricycle du côté de la racine)
pe′, pl′, pr′	Periblem, Plerom und Perizykel des Stengels (périblème, plérome et péricycle du côté de la tige)
PMZ	Pollenmutterzelle
Ps	Pollenschlauch
pvt	Vegetationspunkt (point végétatif)
RT I, RT II	1. und 2. Reifeteilung
S	Suspensor (suspenseur)
Tap	Tapetum
X	X-Körper
Z	Zellzahl des Embryos
Zw	Zwischenschicht

Weitere Abkürzungen werden im Text und in den Erklärungen zu den Abbildungen erläutert.

F. Erklärungen zu den Abbildungen

Abb. 1 und 2. *Chenopodium hybridum.*

Gipfelregion der Synfloreszenz mit Endblüte; die Partialinfloreszenzen entfernt. Beide Endblüten E nach P5 A5 G(2) gebaut.

1: Hungerpflanze; die Perigonblätter bis zum Grunde der Blüte gespalten. Unterhalb der Endblüte ein Zwischenblatt, dessen Achsel leer ist.

2: Kräftig entwickelte Pflanze.

Abb. 3. *Chenopodium ficifolium.*

Endabschnitt der Synfloreszenz mit Endblüte E = P5 A5 G(2) und 2 Partialinfloreszenzen.

Abb. 4. *Chenopodium album.*

Spitze der Synfloreszenz mit einer zur Seite gedrängten Endblüte E = P7 A7 G(2) und einer Partialinfloreszenz, deren vordere Hälfte entfernt wurde, um das Tragblatt und die Mittelblüte (E^1) sichtbar zu machen.

Abb. 5/1 u. 2. *Monolepis trifida.*

2 Querschnitte durch eine Endblüte in verschiedenen Höhen.
5/1: Im Bereich der Antheren und des Pistills.
5/2: Etwas oberhalb des Blütenbodens.

Abb. 6. *Chenopodium capitatum.*

Spitze des Endthyrsus mit Gipfelblüte (E). Unmittelbar darunter (links) ein 3blütiges Knäuel, PI_1, von dem nur die Mittelblüte (E^1) und eine Sekundanblüte zu sehen sind. Rechts ein Teil der vielblütigen PI_2.

Abb. 7. *Chenopodium capitatum.*

Endblüte E = P5 A2 G(2) mit der auf die Mittelblüte E^1 = P3 G(2) reduzierten ersten Partialinfloreszenz. Vgl. Diagramm in Abb. 45.

Abb. 8/1—3. *Chenopodium bonus-henricus.*

3 Querschnitte durch die Spitze eines Spezialthyrsus 1. Ordnung mit der Endblüte E^1 = P5 A5 G(2) in der Mitte. „1" bis „5" = Tragblätter der ersten 5 Partialinfloreszenzen (PI).

Abb. 9. *Chenopodium capitatum.*

Ältere Endblüte E = P5 A4 G(2) mit einem hochgerückten Zwischenblatt; Antheren abgefallen.

Abb. 10/1—3. *Chenopodium capitatum.*

3 Querschnitte durch eine Endblüte E^1 = P4 A3 G(2) mit der auf die Mittelblüte (E^2) samt Tragblatt reduzierten ersten Partialinfloreszenz PI_1. E^2 besteht aus 1 Staubblatt (A) und 3 kleinen Perigonblättern (P). DIA = Diakinese, PA = Pachytän.

Abb. 11—20, 23 und 24. *Chenopodium capitatum.*

21 und 22. *Chenopodium foliosum.*

16, 11, 15: Übergangsgebilde zwischen den Knäueln des Endthyrsus (Pc^1) und den Spezialthyrsen 1. Ordnung (Pc^1).

12, 14: Übergangsregion mit Übergangsgebilden und Spezialthyrsen.

13/1: Bis auf die Mittelblüte (E^1) verarmtes Knäuel aus dem mittleren Bereich eines Endthyrsus mit Tragblatt und Resten der fehlgeschlagenen Sekundan- und Tertianblüten.

13/2: Diagramm zu Abb. 13/1. Fehlgeschlagene Blüten mit kleinen, die Abstammungsachse mit größeren, schwarz ausgefüllten Kreisen angegeben.

17: Spezialthyrsus (Pc^1) und dessen Gliederung.

18: Knäuel (Pc^1), dessen linke Hälfte fehlgeschlagen ist.

19: Normal ausgebildetes Knäuel (Pc^1).

20: Schema des Efflorationsmodus. Pfeile und Zahlen zeigen Aufblührichtung und Aufblühfolge. Die homöokladische Region, der Endthyrsus, ist mit arabischen und die Region der Spezialthyrsen mit römischen Zahlen beziffert.

21: Schema der Pflanze. „1" bis „5" = Thyrsen 1. bis 5. Ordnung; I bis IV = Spezialthyrsen. Die Knäuel wurden nicht eingezeichnet.

22: Hungerpflanze. Der Endthyrsus gänzlich, die 3 Spezialthyrsen etwa zu $^1/_2$ bis $^3/_4$ ihrer Höhe fruchtend.

23: Querschnitt durch das erste Knäuel, Pc_1, aus einem Endthyrsus in Höhe der Mittelblüte E^1 = P2 A2 mit 2 Sekundanblüten; diese nach P3 A1 G(2) gebaut.

24: Gliederung der Synfloreszenz.

Abb. 25—71. *Chenopodium capitatum.*

Theoretische Diagramme von Endblüten. 25—29, 31, 47, 55, 61—63 Endblüten (E^1) von Spezialthyrsen; 30, 32—46, 48—54, 56—60, 64—71 Endblüten (E) von Endthyrsen. Die Abb. 25, 28—30, 33—36, 38—41, 48—53, 59, 66—71 lagen auch als Mikrotomschnitte vor, die übrigen nur nach Lupenuntersuchungen gezeichnet. Die Abb. 25—28 mit 4zähligem, 29—43 mit 5zähligem, 47—64 mit 6zähligem, 65—68, 70, 71 mit 7zähligem und 69 mit 9zähligem Perigon. Bei Abb. 69 saßen die 2 nicht numerierten Perigonblätter samt ihren Staubblättern etwas tiefer (Reste eines hochgerückten Knäuels).

Die relative Größe der Stamina wurde möglichst den natürlichen Verhältnissen angepaßt.

Narben von Karpellen, die einen Dorsalmedianus besaßen, wurden schwarz ausgefüllt (z. B. Abb. 29, 30, 33 . . .); nicht ausgefüllte Narben weisen entweder auf eine junge Blüte mit noch nicht ausgebildetem Leitbündel hin (Abb. 25), oder sie zeigen das Fehlen von Leitbündeln an (Abb. 50). Ein Punkt im Gynoeceum (Abb. 49, 68, 70, 71) deutet ein im Boden des Fruchtknotens blind endendes Leitbündel an, das für ein in der Fruchtknotenwandung verstecktes, zusätzliches Karpell bestimmt sein muß. Die Pfeile im Ovar symbolisieren die Samenanlage und die Richtung, in die die Mikropylarregion weist. Sie sind mit dem fertilen Karpell verbunden. Bei Abb. 29 und 66 liegen Gynoeceen mit 2 Fruchtblattkreisen vor. Bei Abb. 66 ist das Staubblatt vor Tepalum 4 ein breites, mit 2 Antheren versehenes Gebilde. — Die Deutung der pleiomeren Endblüten wird durch die Numerierung der Organe gegeben.

Abb. 72—93. *Chenopodium capitatum.*

72—82: Diagramme der Mittelblüte (E^1) der Knäuel.

83—88: Diagramme der übrigen Blüten der Knäuel.

87—89: Scheinblüten mit verschiedenem Verschmelzungsgrad zweier Fruchtknoten.

89: Scheinblüte quer. Beachte die Richtung, in der die 2 jungen Samenanlagen zeigen, und vgl. dazu das Euanthium in Abb. 90.

90: Querschnitt durch eine Endblüte mit 6zähligem Perigon, 3 Staubblättern und trimerem Ovar mit 2 Samenanlagen, die einander zugewandt sind. Das theoretische Blütendiagramm ist in Abb. 50 wiedergegeben. Obwohl das Gynoeceum 3 Narben aufwies (nicht dargestellt), fehlte der Dorsalmedianus eines der 3 Karpelle.

91: Medianer Längsschnitt durch eine Blüte mit Staminodium und hemitrop-kampylotroper Samenanlage (untypisch).

92: Querschnitt durch eine Samenanlage mit gespaltenem Nucellus (punktiert). Jede Spalthälfte zeigte einen 8kernigen Embryosack; im Schnitt nur je 2 Antipoden angetroffen.

93/1: Transversal geschnittene Samenanlage mit Embryosack und Embryo. Der Embryosack und die umliegenden Nucelluszellen enthalten die rötlichbraunen harzartigen Inhaltsstoffe (schwarz wiedergegeben). Nucellus punktiert.

93/2: Embryo von Abb. 93/1 stärker vergrößert. Hier hat sich Etage m ausnahmsweise quer geteilt.

Abb. 94—107. *Chenopodium foliosum.*

94—97, 99/1, 100: Diagramme der Mittelblüten (E^1) von Knäueln.

99/2: Querschnitt durch die Mittelblüte und 2 Sekundanen eines Knäuels.

99/3: Mittelblüte aus Abb. 99/2; Querschnitt etwas oberhalb des Blütenbodens. Beachte die Verwachsung des Staubblattes (A) mit dem Perigonblatt 1.
99/1: Blütendiagramm der vorigen Mittelblüte.
98/1—3: 3 Schnitte aus einer Serie von Querschnitten durch die Infloreszenzspitze eines Endthyrsus, die die Endblüte in verschiedenen Höhen zeigen. Zb = ein direkt unter dieser inseriertes Zwischenblatt; „2", „4", „5" = Tragblätter der unter der Gipfelblüte inserierten Knäuel. Bei Abb. 98/2 und 3 die Mittelblüten von Knäuel 2 und 4 angetroffen.
101, 103: Querschnitte von Tertianblüten; bei Abb. 101 das Staubblatt vor P_1 gerade angeschnitten.
102, 104, 105: Aufbau der Knäuel; in Abb. 102 mit 31, in 104 mit 30 und in 105 mit 34 Blüten. Unten das Tragblatt des Knäuels eingetragen, oben symbolisiert der schwarze Kreis die Abstammungsachse.
106: Reifer Samen längs geschnitten.
107: Zwei Blüten im Querschnitt, im Perigon teilweise miteinander verwachsen.

Abb. 108—112. *Chenopodium capitatum.*

Längsschnitte zur Blütenentwicklung.
109, 112, 110, 111: Entstehung der Mittelblüte eines Knäuels in zeitlicher Reihenfolge.
109, 112: 2 jüngere Primordien von Knäueln; links das Tragblatt (D).
110: Höcker zur Zeit der Anlegung des ersten Perigonblattes (P) der Mittelblüte. Das Tragblatt (D) befindet sich rechts.
111: Älteres Primordium. Zum erstangelegten, abaxialen Perigonblatt (P) auf der linken Seite ist rechts ein zweites, adaxiales hinzugekommen. Über dem ersten Perigonblatt wird ein Staubblatt gebildet. Die periklinen Zellteilungen im Subdermatogen an der Spitze der Blütenknospe deuten auf die Anlegung des Gynoeceums hin.
108: Junge Sekundanblüte. Links ist das erste, abaxiale Perigonblatt und die darüberliegende, breite Anlage des einzigen Staubblattes (St) zu erkennen. Über dem Staubblatt erhebt sich das durch zweimalige Teilung im Subdermatogen entstandene Karpellprimordium (C). Auch auf der adaxialen Seite ist die Bildung des Gynoeceums im Gange. Mit einer Lupe betrachtet, tritt das Gynoeceum in diesem Stadium als schwach vorgewölbter Ringwulst in Erscheinung, der um die Vegetationsspitze herumläuft, abaxial schon eine seichte Mulde bildend.

Abb. 113—114. *Chenopodium capitatum.*

113: Medianer Längsschnitt von einer Sekundanblüte, bei der die Entwicklung des Gynoeceums und der Samenanlage schon weit fortgeschritten ist. An der Spitze der Knospe ist die junge Samenanlage (SA) zu sehen, die gegenüber dem Gynoeceum stark gefördert ist. Der Ringwulst des Gynoeceums fällt abaxial (rechts), wo das erste Fruchtblatt (C_1) inseriert ist, wesentlich massiver aus. Die abaxiale Seite der Blüte ist ganz allgemein auffallend gefördert.
114/49—123: 6 ausgewählte Querschnitte durch eine Endblüte (E) mit zwei Fruchtblattkreisen; der innere zur Unterscheidung punktiert, die Lufträume in den Karpellen wurden angedeutet. Die Serienschnitte sind von der Spitze zum Blütenstiel hin mit laufenden Nummern versehen (Schnittdicke 9 μ). Für das theoretische Diagramm dieser Blüte vgl. Abb. 66.
114/49: Schnitt durch die Blüte im Bereich des Griffels (Übersichtsbild).
114/49′: Gynoeceum aus dem vorigen Schnitt vergrößert. Vom äußeren Fruchtblattkreis der Griffel, vom inneren die Narben getroffen. Der äußere Fruchtblattkreis besteht aus 5 (C_1—C_5) und der innere aus 3 (C_1'—C_3') Karpellen.

114/68, 76, 83: Nur das Gynoeceum mit Samenanlage (SA) dargestellt. Beachte die Fächerung in Abb. 114/83 und die Insertion der Samenanlage, die im von Karpell 1 gebildeten Fach sitzt und mit ihrer Mikropylarregion aus diesem Fach herausschaut (Abb. 114/68).
114/107: Der Boden des Gynoeceums an der Insertionsstelle des inneren Fruchtblattkreises.
114/123: Übersichtsbild im unteren Bereich der Blüte. Die schraubige Stellung der Perigon- und Staubblätter ist erkennbar. Die Staubblätter St_7, St_6, St_5 und St_4 kurz vor ihrem Eintritt in die Blütenachse getroffen, die übrigen Stamina sitzen tiefer.

Abb. 115—121. *Chenopodium capitatum.*

Ausgewählte Serienquerschnitte von verschieden starken Gipfelblüten (E).
In allen Fällen wurden die Schnitte vom Blütenstiel bis zur Spitze der Blüte mit fortlaufenden Nummern versehen (Schnittdicke 9 μ). Näheres im Kapitel „Zur Leitbündelversorgung der Gipfelblüte".
115/1, 23, 29, 37, 43, 57 u. 63: 7 Querschnitte durch die Blüte mit der Formel P7 A4 G(3); 3 Samenanlagen.
115/41, 45, 48 u. 53: Gynoeceum allein, stärker vergrößert.
116/1, 14, 26, 32, 35, 40, 49 u. 66: 8 Querschnitte durch die Blüte P6 A5 G(3); 1 Samenanlage.
116/39, 40′, 44 u. 49′: Gynoeceum allein, stärker vergrößert.
117/1, 31, 36, 41, 54, 68 u. 123: 7 Querschnitte durch die Blüte P6 A2 G(3); 1 Samenanlage.
117/47 u. 64: Gynoeceum allein, stärker vergrößert.
118/1, 39, 43, 52, 62, 88 u. 155: 7 Querschnitte durch die Blüte P5 A4 G(3); 1 Samenanlage.
118/45, 46, 47, 48 u. 49: Gynoeceum stärker vergrößert.
119/1, 39, 59, 63, 67, 70, 75, 78, 86 u. 124: 10 Querschnitte durch die Blüte P5 A3 G(2); 1 Samenanlage.
119/72, 74 u. 75′: Gynoeceum stärker vergrößert.
120/1, 26, 33 u. 61: 4 Querschnitte durch die Blüte P5 A3 G(2); 1 Samenanlage.
120/33′, 35, 39, 41, 42, 48 u. 57: Gynoeceum stärker vergrößert.
121/1, 32, 42, 46, 50, 55 u. 100: 7 Querschnitte durch die Blüte P5 A2 G(2); 1 Samenanlage.
121/49: Gynoeceum stärker vergrößert.

Abb. 122—136. *Chenopodium capitatum.*

Entwicklung der Antherenwand und des sporogenen Gewebes in Querschnitten.
122: Junge Anthere mit subepidermalen primären Archesporzellen.
124: Teilung der primären Archesporzellen in primäre parietale Zellen und sekundäre Archesporzellen.
126: Teilung der primären parietalen Zellen in eine äußere, direkt zum Endothecium werdende und eine innere, an das Archespor angrenzende Lage.
123: Ausbildung des den sekundären Archesporzellen benachbarten Tapetums und der Zwischenschicht durch Teilung der in Abb. 126 dem Archespor aufliegenden, inneren Zellschicht. Die sekundären Archesporzellen werden mitotisch vermehrt.
130: Ausschnitt aus einer Anthere mit fertig ausgebildeten Wandschichten kurz vor Einsetzen der Mitose im Tapetum (Tap).

125, 127: Mitotische Teilung der Tapetumkerne; bei Abb. 127 sind 2n = 18 Chromosomen zu zählen.
134: Pollenmutterzelle mit 2 Nucleolen.
128, 129, 131—133, 135, 136: Tapetumzellen nach der ersten Mitose, die vollständig (Abb. 128, 132, 133 u. 136) oder unvollständig (Abb. 129, 131 u. 135) ablaufen kann. Das Auftreten mehrerer Nucleolen im Kern (Abb. 131, 135 u. 136) erweckt den Verdacht auf weitere, unvollständige Mitosen.

Abb. 137—154. *Chenopodium capitatum.*

Mikrosporogenese; Weiterentwicklung der Wandschichten und der Archesporzellen zu jungen Pollenkörnern.
137, 138: 1. Reifeteilung.
139: Interkinese.
140—145: 2. Reifeteilung. Bei Abb. 141 sind n = 9 Chromosomen zu erkennen.
146—148: Junge Pollentetraden. In Abb. 146 tetraedrische (eine Mikrospore nicht gezeichnet), in 147 isobilaterale und in 148 dekussierte Anordnung der Mikrosporen.
149, 154: Ausschnitte aus 2 Antheren. Bei Abb. 149 ist das Tapetum frühzeitig degeneriert, die Mikrosporen sind jedoch noch intakt, und auch die Umrisse der ehemaligen Pollenmutterzellen sind ausnahmsweise an dieser Stelle noch zu sehen. In Abb. 154 ein etwas älteres Stadium als das vorige mit normalem Tapetum. Letzteres zeigt keine innere Wand mehr, weist überaus aufgeblähte Kerne und schaumiges, mit zahlreichen Vakuolen versehenes Plasma auf und ist im Begriff, einen randlichen Symplasten zu bilden. Das Tapetum befindet sich also in der Sekretionsphase. Die Zwischenschicht ist weitgehend zerdrückt; das Endothecium zeigt verstärkte mitotische Aktivität. Das 1kernige Pollenkorn hat bereits eine dicke Exine hervorgebracht.
150—153: 1. Teilung der einkernigen Mikrospore. In Abb. 150 vakuolisierte 1kernige Mikrospore; bei 151—153 erste Mitose im Pollenkorn.

Abb. 155—166. *Chenopodium capitatum.*

155—160, 163: Mikrosporogenese; Entwicklung der 2kernigen Mikrospore zum reifen Pollenkorn, Bildung der Spermazellen.
155: Bildnug der linsenförmigen generativen Zelle.
156: Einwanderung der generativen Zelle von der Peripherie in das Pollenkorninnere.
157, 158: Verschwinden der Vakuole und Verdichtung des Plasmas der generativen Zelle.
159, 160: 2. Mitose; Teilung der generativen Zelle in die 2 Spermazellen.
163: Reifes 3kerniges (3zelliges) Pollenkorn.
162: Falsches Periplasmodialtapetum mit 3 jungen Pollenkörnern. Oben 2 Gigaspollenkörner und unten ein normales Pollenkorn.
164: Antherenwand, die zur Zeit der Anthese nur noch aus der Epidermis und der Faserschicht besteht. Reste von Ubischkörpern säumen die innere Wand des Endotheciums.
161, 165, 166: Drei anomale Staubblätter im Querschnitt, ihre abaxiale Seite nach oben gekehrt.
161: Staubblatt mit 5 Sporangien. Beachte den randlichen Symplasten.
165: Ein verlaubtes Staubblatt mit 3 Sporangien.
166: Tetrasporangiates Staubblatt mit breitem Konnektiv (2 Leitbündel) und einem überaus vergrößerten Sporangium, das durch eine Querwand aus Tapetumzellen in 2 Kammern geteilt wird.

Abb. 167—171. *Chenopodium capitatum.*

Entwicklung des Gynoeceums und der Samenanlage in medianen Längsschnitten.

167: Junge Sekundanblüte; der Karpellarbecher ist noch offen. An der Spitze der noch integumentlosen Samenanlage hat sich bereits eine subepidermale primäre Archesporzelle ausdifferenziert. Auf der abaxialen Seite der Blüte (links) das einzige Staubblatt (St) und das erste Perigonblatt (P_1).

171: Das Gynoeceum ist jetzt geschlossen. Wie in Abb. 167 ist das abaxiale Karpell (C_1) gefördert. Kurz unter dem Gipfel der Samenanlage werden die beiden Integumente in der Nucellusepidermis angelegt. Im Nucellus sind 2 subepidermale Deckzellen und darunter 2 konkurrierende sekundäre Archesporzellen zu erkennen.

169: Etwas ältere Samenanlage als in Abb. 171. Im Nucellus nur eine sekundäre Archesporzelle (= Makrosporenmutterzelle) mit der darüberliegenden Deckzelle vorhanden. Links, auf der adaxialen Seite der Samenanlage, nur das innere Integument gebildet, die abaxiale Partie hingegen gefördert. So krümmt sich die Samenanlage zur Abstammungsachse hin. Der Kern der MMZ im Synizesis-Stadium.

168: Hemitrop gekrümmte Samenanlage. Jetzt ist auch adaxial das äußere Integument angelegt. Der Kern der MMZ befindet sich im Stadium der Diakinese. Von den 9 Bivalenten steht ein Chromosomenpaar mit dem Nucleolus in enger Berührung. Deckzelle periklin geteilt.

170: Die vollständig gekrümmte und mit einem jungen 8kernigen Embryosack ausgestattete Samenanlage. Beide Integumente 2schichtig, zwischen ihnen hat sich eine Luftspalte gebildet. Das innere Integument, vorn faustartig verdickt, bildet das Endostom; es berührt den Fuß des Funiculus.

Abb. 172—191. *Chenopodium capitatum.*

Makrosporogenese in Quer- (Abb. 180 u. 181) und Längsschnitten (übrige Abbildungen) des Nucellus, bei den letzteren das innere Integument angedeutet. Der mikropylare Pol stets nach unten gekehrt.

172, 173: Teilung der primären Archesporzelle in eine parietale Zelle und eine darunterliegende sekundäre Archesporzelle (= Makrosporenmutterzelle). Die Integumente sind noch nicht angelegt.

174: MMZ mit 2 Nucleolen, darunter 2 plasmareiche Zellen, vorn eine Deckzelle.

176: Zwei konkurrierende MMZ; bereits 2 Deckzellagen vorhanden.

175, 177—184: 1. Reifeteilung. In Abb. 175 Pachytän, 177 Diakinese, 180 Metaphase (Polansicht), 181 Anaphase (Polansicht), 178, 179 und 183 Telophase, 182 und 184 Dyadenstadium. Bei Abb. 184 wird deutlich, daß sich der Kern der chalazalen Dyadenzelle merklich vergrößert bzw. der Kern der darüberliegenden Zelle verkleinert hat. Aus der Teilung gehen 2 gleich große Dyadenkerne hervor (vgl. Abb. 183, 182). Beide Zellen sind durch eine zarte Zellwand voneinander getrennt.

185—191: 2. Reifeteilung. In Abb. 185, 187 teilen sich die Kerne beider Dyadenzellen synchron (seltener Fall). 186, 188, 189: Die Karyokinese in der chalazalen Dyadenzelle eilt der in der mikropylaren voraus (gewöhnlicher Fall). Die Nucellusepidermis zeigt die ersten Periklinalteilungen. Bei Abb. 189 liegt unter den beiden Dyadenzellen eine geschwächte MMZ, die u. U. einen zweiten Embryosack liefern kann. 190: In der chalazalen Dyadenzelle ist die Cytokinese zu Ende geführt worden (Abb. 188, 187, 189, Anfangsstadien), in der mikropylaren steht sie noch aus (Abb. 190). 191: Wie vorige, jedoch mit vergrößerter mikropylarer Dyadenzelle.

Abb. 192—204. *Chenopodium capitatum.*

Keimung der chalazalen Makrospore und Entwicklung des weiblichen Gametophyten bis zum 4kernigen Embryosack. Nucelluslängsschnitte. Umriß des inneren Integuments, bei Abb. 203 auch des äußeren, angedeutet.

192: Fertile chalazale Makrospore mit zahlreichen, kleinen, gleichmäßig verteilten Vakuolen, darüber die degenerierende Makrospore und einkernige Dyadenzelle.

193: Am mikropylaren Pol der Makrospore (= 1kerniger Embryosack) hat sich eine große Vakuole gebildet. Die mikropylare Dyadenzelle läßt 2 degenerierende Kerne erkennen.

194: Die mikropylar gelegene Vakuole hat sich vergrößert; am chalazalen Pol werden kleine Vakuolen sichtbar. Reste der degenerierenden Makrospore und Dyade zu einem Klumpen zusammengeballt. Zellteilungen im Nucellus und Integument deuten auf reges Wachstum hin.

195: Der Kern des Embryosacks wandert in die Mitte der Zelle.

196: Erneute Vakuolenbildung an beiden Polen des Embryosacks. Das Plasma wird sehr chromophil; die erste Mitose hat bereits begonnen.

197: Zwei 1kernige Embryosäcke, darüber eine Dyadenzelle mit 2 Makrosporenkernen. Die beiden Embryosäcke sind aus einer atypischen Teilung der chalazalen Dyadenzelle hervorgegangen und somit Schwestermakrosporen.

198—203: Erste mitotische Teilung und Bildung des 2kernigen Embryosacks. In Abb. 198 und 199 liegt die Teilungsspindel in der Längsachse des Embryosacks (häufig), bei 200 liegt sie schräg. 201 und 202: Wanderung der beiden Tochterkerne an die Pole. Der 2kernige Embryosack verharrt lange wie in Abb. 203 und nimmt an Volumen zu, bevor sich seine Kerne weiter teilen. Zwischen den beiden Integumenten hat sich nun die Luftspalte gebildet; das innere Integument ist vorn mehrschichtig geworden. Die Nucellusepidermis ist jetzt teilweise 2schichtig und auch die Deckzellen teilen sich.

204: 2. Mitose. Die Teilungsspindeln liegen etwa senkrecht zur Längsachse des Embryosacks.

Abb. 205—209. *Chenopodium capitatum.*

Weiterentwicklung des weiblichen Gametophyten bis zum 8kernigen Embryosack; mediane (Abb. 205, 208 u. 209) und transversale (Abb. 206 und 207) Längsschnitte.

205: 4kerniger Embryosack.

206: Teilung der Kerne des 4kernigen Embryosacks. Beachte die Orientierung der Spindeln.

207: Telophase der vorigen Teilung. Die beiden mikropylaren Kerne sind kleiner als die darüberliegenden.

208: Fertig ausdifferenzierter 8kerniger Embryosack im stark gekrümmten Nucellus. Vorn der Eiapparat; rechts die birnförmige Eizelle und links eine der ebenfalls birnförmigen Synergiden im Schnitt getroffen. Darüber, in Cytoplasma eingebettet, 2 dicht nebeneinanderliegende, unverschmolzene Polkerne. Am chalazalen Pol die 3 plasmareichen Antipoden, die von den übrigen Bestandteilen des Embryosacks durch die große Vakuole der Zentralzelle getrennt sind.

209: Vordere Partie einer Samenanlage mit 8kernigem Embryosack zur Zeit der Befruchtung (vom Eiapparat fehlt eine Synergide). Untypische Ausbildung des Nucellus; er ist nämlich aus der Mikropyle herausgewachsen. Eizelle (links) und Synergide zeigen je eine Hakenleiste und die erstere eine mikropylare, die letztere eine chalazale Vakuole. Links der vordere Teil des Pollenschlauchs (Ps) mit 2 Spermazellen sichtbar.

Abb. 210—212. *Chenopodium capitatum.*

210/1: Die vordere Partie des Embryosacks samt angrenzendem Nucellusgewebe mit jungem mikropylarem Endosperm und Embryo im Kugelstadium. Die Grenzen der oberen Etagen des Embryos sind durch dickere Linien hervorgehoben. Betreffs der Zellzahl eines jeden Stockwerks vgl. Tabelle 2. Die haustorielle Tätigkeit des Suspensors, der mit seinen untersten Zellen im Nucellus steckt, ist augenfällig.

210/2: Der chalazale Teil desselben Embryosacks mit angrenzendem Nucellusgewebe. Hier ist das Endosperm noch nicht zellig geworden. Unterhalb des „Basal-Apparats" 2 Antipoden (die dritte im benachbarten Schnitt), die keilförmig in das chalazale Nucellusgewebe eingebettet liegen.

211, 212: 2 untypische Samenanlagen. Bei der ersten Samenanlage mit 1kernigem Embryosack erfolgte die Bildung des Embryosacks zu früh, Abb. 212 zeigt dagegen eine viel größere und weiter entwickelte Samenanlage mit noch ungeteilter Makrosporenmutterzelle: beide Male ein untypischer Entwicklungsverlauf. Den Normalfall erhalten wir, wenn wir die Embryosäcke beider Nucelli gegeneinander austauschen. Die Samenanlage in Abb. 211 wird sich auch während der weiteren Ontogenie nicht wie gewöhnlich krümmen; sie bleibt, wie Abb. 91 belegt, hemitropkampylotrop.

Abb. 213—228. *Chenopodium capitatum.*

Doppelte Befruchtung.

213: Vorderer Teil einer atypischen Samenanlage im Längsschnitt. Rechts der Funiculus, links der aus der Mikropyle herausgewachsene, keulig verdickte Nucellus, der von dem längeren inneren und dem darüberliegenden äußeren Integument eingeschnürt wird. Embryosack während der Befruchtung. Vom Eiapparat sind rechts die große Eizelle mit einer Spermazelle, links eine intakte Synergide und vor beiden die vom Pollenschlauch getroffene und kollabierte zweite Synergide erkennbar. Ihr Kern ist noch gut sichtbar. Weiter oben im Embryosack liegt der die hineingesunkene Spermazelle enthaltende große Zentralkern. Er ist gesondert in Abb. 224 wiedergegeben.

214: Vorderer Teil eines Embryosacks mit Eizelle und sekundärem Embryosackkern (die Nucleolen noch nicht verschmolzen) zur Zeit der Befruchtung. Die eine Spermazelle hat die Eizelle erreicht, die andere kurz vor dem Zentralkern.

216: Wie Abb. 214, die männlichen Gameten jedoch in die weiblichen Kerne eingedrungen. Der Kern des männlichen Gameten im Zentralkern (links) hat ausnahmsweise einen sehr großen Nucleolus hervorgebracht. Rechts, an die Eizelle gepreßt, ist der dünne Pollenschlauch mit einem X-Körper dargestellt. Am Eikern ist die Eintrittsstelle der Spermazelle noch gut zu erkennen.

217: Eizelle und Zentralkern. In beiden weiblichen Kernen ist jeweils der Nucleolus des hineingelangten männlichen Gameten zu sehen. Er ist kleiner als der Nucleolus des jeweiligen weiblichen Kerns und wandert zu diesem hin, um sich mit ihm zu vereinigen.

218: Eizelle, an deren Kern sich ein Spermakern anschmiegt.

215, 219: Dispermische Befruchtung.

215: Längsschnitt eines Eiapparates. Links übereinander die beiden Synergiden, rechts die Eizelle, in die 2 männliche Gameten (nur die Kerne sichtbar) eingedrungen sind. Allem Anschein nach wird sich der männliche Kern oben links mit dem Kern der Eizelle vereinigen.

219: Querschnitt durch eine Eizelle mit den 2 hineingelangten männlichen Gameten.
220—223: Verschmelzung der Polkerne (= Bildung des Zentralkerns). Mikropyle unten zu denken.
220: Polkerne dicht nebeneinanderliegend.
221: Polkerne sind an ihrer Berührungsstelle abgeflacht und berühren sich mit maximaler Oberfläche.
222: Die Kerne sind verschmolzen, ihre Nucleolen jedoch noch nicht (räumliche Darstellung).
223: Der fertig ausgebildete Zentralkern nach Vereinigung der Nucleolen. Eine um den Kern verlaufende Ringfurche deutet die Verschmelzungsstelle beider Polkerne an.
224—228: Endospermbefruchtung.
224: Zentralkern mit dem hineingesunkenen männlichen Gameten. Der Kern der Spermazelle ist mit einem kleinen Nucleolus versehen, über ihn verlaufen die Chromonemata des Zentralkerns.
225: Spermakern am vorderen Polkern.
226: Spermakern, an der Grenze zwischen beiden Polkernen anliegend.
227: Zentralkern aus einem Embryosack, der einen 48zelligen Embryo besaß. Eine große Vakuole im Kern eingeschlossen, die vielleicht auf eine erfolgte Befruchtung hindeutet (Näheres im Kapitel „Die Endospermentwicklung" bei *Ch. foliosum*).
228: Der befruchtete, triploide Zentralkern (Endospermkern) kurz vor seiner ersten Teilung. Der Nucleolus weist noch Entmischungströpfchen auf.

Abb. 229—243. *Chenopodium capitatum.*

229: Nucellus im Längsschnitt mit Embryosack zur Zeit der Befruchtung. Vom Eiapparat ist im Schnitt nur die Eizelle getroffen; links der Pollenschlauch mit 2 X-Körpern. Je ein männlicher Gamet hat sich an den Kern der Eizelle und an den vorderen Polkern angelegt.
230—232: Embryosäcke längs.
230, 231: Anaphase bzw. Telophase der ersten Teilung des Endospermkerns. In Abb. 230 ist die Teilung der Zygote auch nahe. In ihrem Kern liegen die homologen Chromosomen paarweise nebeneinander.
232: 10zelliger Embryo, darüber 2 noch nicht völlig verschmolzene und unbefruchtete Polkerne (Endospermbefruchtung ausgefallen) und die 3 Antipoden.
233—236: Verschmelzung der Polkerne mit Einschluß von Plasma aus dem Embryosack. Die Kerne sind wie die vorhergehenden so orientiert, daß ihre mikropylare Seite nach unten zeigt.
233: Die Polkerne berühren sich mit möglichst großer Oberfläche, vom Embryosack stammendes Plasma wurde mit eingeschlossen.
234, 235: Die Kernmembranen lösen sich an der Berührungsstelle der Kerne, und diese nehmen das Plasma in sich auf.
236: Zentralkern nach Verschmelzung der Nucleolen; oben die eingefangene Plasmamasse in Form einer Vakuole.
237, 238: Pollenschläuche mit Spermazellen. Bei Abb. 238 ist auch der sehr schwach färbbare vegetative Kern sichtbar.
239, 240: Kallosepfropfen im Pollenschlauch; 239 jüngeres, 240 älteres Stadium. Im letzteren Fall ist die sehr schmale Öffnung durch Plasma verschlossen.
241/1—3: Querschnitte durch einen Embryosack in 3 verschiedenen Höhen. Abb. 241/1 zeigt den Eiapparat mit 2 Eizellen, einer rechtmäßigen und einer Synergideneizelle; oben eine Synergide mit kleinerem Kern. Abb. 241/2 Zentralkern und 241/3 die 3 Antipoden.

242: Eiapparat und Zentralkern eines Embryosacks im Längsschnitt. Rechts eine Synergide (zweite nicht gezeichnet), links eine untypische, synergidenähnliche Eizelle.
243: 3zelliger Embryo. Die apikale Zelle (ca) hat sich ausnahmsweise vor der Basalzelle (cb) geteilt.

Abb. 244—246. *Chenopodium capitatum.*

244: Samenanlage im Längsschnitt mit 5zelligem Embryo, 8 Endospermkernen (im Schnitt nur 6 getroffen) und den 3 Antipoden. Die 2 fehlenden Endospermkerne befinden sich etwa in Höhe der mittleren Zelle des Embryos. Im Nucellus unterhalb des Embryos sind nur noch 1—2 Deckzellagen vorhanden, die übrigen sind der auflösenden Tätigkeit des Cytoplasmas im Embryosack zum Opfer gefallen. Rechts, auf der abaxialen Seite, zeigt die Epidermis Einlagerungen von harzartigen Inhaltsstoffen, die nun auch stellenweise in den Integumenten im Bereich der Mikropyle und in der Gegend der Chalazaöffnung erscheinen.
245: Embryosack mit der Zygote und dem Endospermkern, der sich in der Telophase der ersten Teilung befindet. Die beiden Tochterkerne weisen je 3 Nucleolen auf.
246: Fruchtknoten mit junger Samenanlage im Längsschnitt. Letztere mit einer stark vergrößerten, subepidermalen primären Archesporzelle, die noch keine Deckzelle abgegeben hat (Ausnahmefall).

Abb. 247—274. *Chenopodium capitatum.*

Embryoentwicklung; Embryonen in Längsschnitten. Unterhalb eines jeden Embryos ist seine Zellzahl (Z) und die Zahl der Endospermkerne (E) aus dem gleichen Embryosack notiert.
247: Zygote.
248—252: Verschiedene Stadien bei der Teilung der Zygote.
253, 254: 2zelliger Embryo mit Apikalzelle (ca) und Basalzelle (cb).
255, 256: 3zelliger Embryo; Zelle cb hat sich quer geteilt.
257—259: Bildung des 4zelligen Embryos durch eine weitere Querteilung, diesmal in der Zelle ca.
260—262: Erneute Querteilung in Zelle ci führt zur Bildung des 5zelligen Stadiums.
263—267: Durch aufeinanderfolgende Längsteilung in den Zellen m, l′ und l wird aus dem 5zelligen der 8zellige Embryo.
268: Das 8zellige Stadium wird selten durch die gleichzeitige Teilung der Zellen n und n′ mit Zelle l übergangen.
269—271: Normale Weiterentwicklung nach dem 8zelligen Stadium: durch eine Querteilung in Etage n′ und eine weitere in n — oder in umgekehrter Reihenfolge — wird der 10zellige Embryo gebildet.
272—274: Querteilungen, zuerst im Stockwerk m, dann in l′, führen zum 14zelligen Embryo (Abb. 275). In diesem Stadium schaltet der Embryo, nach der Häufigkeit seines Auftretens zu urteilen, anscheinend eine „Ruhepause“ ein.

Abb. 275—293. *Chenopodium capitatum.*

Embryoentwicklung (Längsschnitte). Bei größeren Embryonen ist unabhängig von dem hier dargestellten Medianschnitt die volle Zellzahl eines jeden Stockwerks vermerkt. Bis zum 22zelligen Stadium (Abb. 281) geben die Abbildungen den ganzen Embryo wieder.

275: 14zelliger Embryo.
276, 278: 13zelliger Embryo auf dem Wege zum 16zelligen, der in Abb. 278 dargestellt ist.
277, 279: Im 14zelligen Stadium teilt sich Zelle p oft längs (277) oder seltener quer (279).
280: Nachdem jede der 3 Etagen m, l′ und l das Quadrantenstadium erreicht hat, werden Schälteilungen eingeleitet. Hier deren Anfang in l′.
281: Die Hypophyse h teilt sich längs, k und o teilen sich längs oder quer. Bei diesem 22zelligen Embryo haben sich alle 3 Zellen bereits geteilt.
283: 26zelliges Stadium. In Etage m sind die Schälteilungen beendet.
282: 40zelliger Embryo. Die Bildung des Dermatogens durch Schälteilungen hat hier im Stockwerk l früh eingesetzt. Die 4 Zellen der Hypophyse sind dekussiert angeordnet; p weist 4 Zellen auf.
284: 44zelliges Stadium. Die Teilung in einer der beiden Zellen der Hypophyse zeigt uns, wie es zu der dekussierten Anordnung in Abb. 282 kommt. Die Binnenzellen im Stockwerk m weisen Querteilungen auf.
285: Hier haben sich zusätzlich zu denen von m auch die Binnenzellen der Etage l′ quer geteilt. Stockwerk l bietet uns zum erstenmal ein geschlossenes Dermatogen. Man beachte, welch unterschiedlichen Anteil die Hypophyse am Aufbau der Embryonalkugel haben kann (vgl. vorige Abb.).
286: 67zelliger Embryo. In den Stockwerken m und l′ sind Urperiblem und Urplerom gebildet. Das Dermatogen weist in m Querteilungen auf.
287: 74zelliger Embryo.
292, 291: 75- bzw. 77zelliger Embryo. Die von der Etage l gebildete Epiphyse tritt in Abb. 292 besonders deutlich hervor.
288, 289: 85- und 94zelliges Stadium. Bei beiden Embryonen zeigt das Urperiblem im Stockwerk m eine Aufspaltung.
293, 290: 141- und 167zelliger Embryo. In Abb. 290 sind die Initialen der Wurzelrinde (iec = Initialen des Periblems) gebildet.

Abb. 294—305. *Chenopodium capitatum.*

294—304: Querschnittserien von 2—104zelligen Embryonen. Die Zellwände ihrer Entstehungsfolge nach mit „1", „2" ... bezeichnet.
305: Fast reifer Samen im Längsschnitt.

Abb. 306. *Chenopodium capitatum.*

Samenanlage im Längsschnitt mit 530zelligem Embryo kurz vor Ausbildung der Kotyledonen. Das Endosperm ist bis auf den chalazalen Teil unmittelbar über den Antipoden zellig geworden. Die 3 Antipodenzellen nicht punktiert. Das über dem Embryo gelegene Endosperm ist in Form einer vorn und hinten geschlossenen, einschichtigen Röhre ausgebildet, deren Innenraum mit Flüssigkeit gefüllt ist. Der Schnitt zeigt diese Röhre stellenweise in Aufsicht. Die Nucelluszellen unter der Biegung des Embryosacks zeichnen sich durch Stärkebildung aus. In den Integumenten und im Bereich der Chalazaöffnung sind reichlich harzartige Inhaltsstoffe eingelagert. Die Samenanlage ist in Schnittrichtung (rechts — links) etwas gestaucht, daher der Riß im inneren Integument und die Aufwölbung an ihrem Scheitel.

Abb. 307, 308, 310—314. *Chenopodium capitatum.*

309. *Atriplex hortensis.*
307, 308, 310—313 Längsschnitte, übrige Querschnitte.
313: 202zelliger Embryo vor Bildung der Keimblätter.

308, 311: 520- bzw. 551zelliger Embryo während der Anlegung der Kotyledonen. Die Grenzen zwischen den oberen Stockwerken wurden bei diesen Embryonen wie auch beim vorigen Embryo mit dickerem Strich hervorgehoben.
310: Hypophyse und ein Teil des Stockwerks m von einem Embryo, der etwas älter als der in Abb. 311 wiedergegebene war.
307: Embryo im Herzstadium.
312: Vegetationspunkt eines fast reifen Embryos.
309: Querschnitt eines Embryos in Höhe des Sproßvegetationspunkts mit den beiden Kotyledonen (co) und einem über diesen inserierten zweiten Blattpaar (Primärblätter pb).
314/1 u. 2: Querschnitte durch das gänzlich cellulär gewordene Endosperm. Abb. 314/1 zeigt das mikropylare Endosperm und von ihm umgeben 2 Zellen des Embryos (nicht punktiert) in Höhe des Stockwerks k. 314/2 Schnitt durch die unmittelbar hinter dem Embryo liegende Endospermpartie.

Abb. 315—321. *Chenopodium capitatum.*

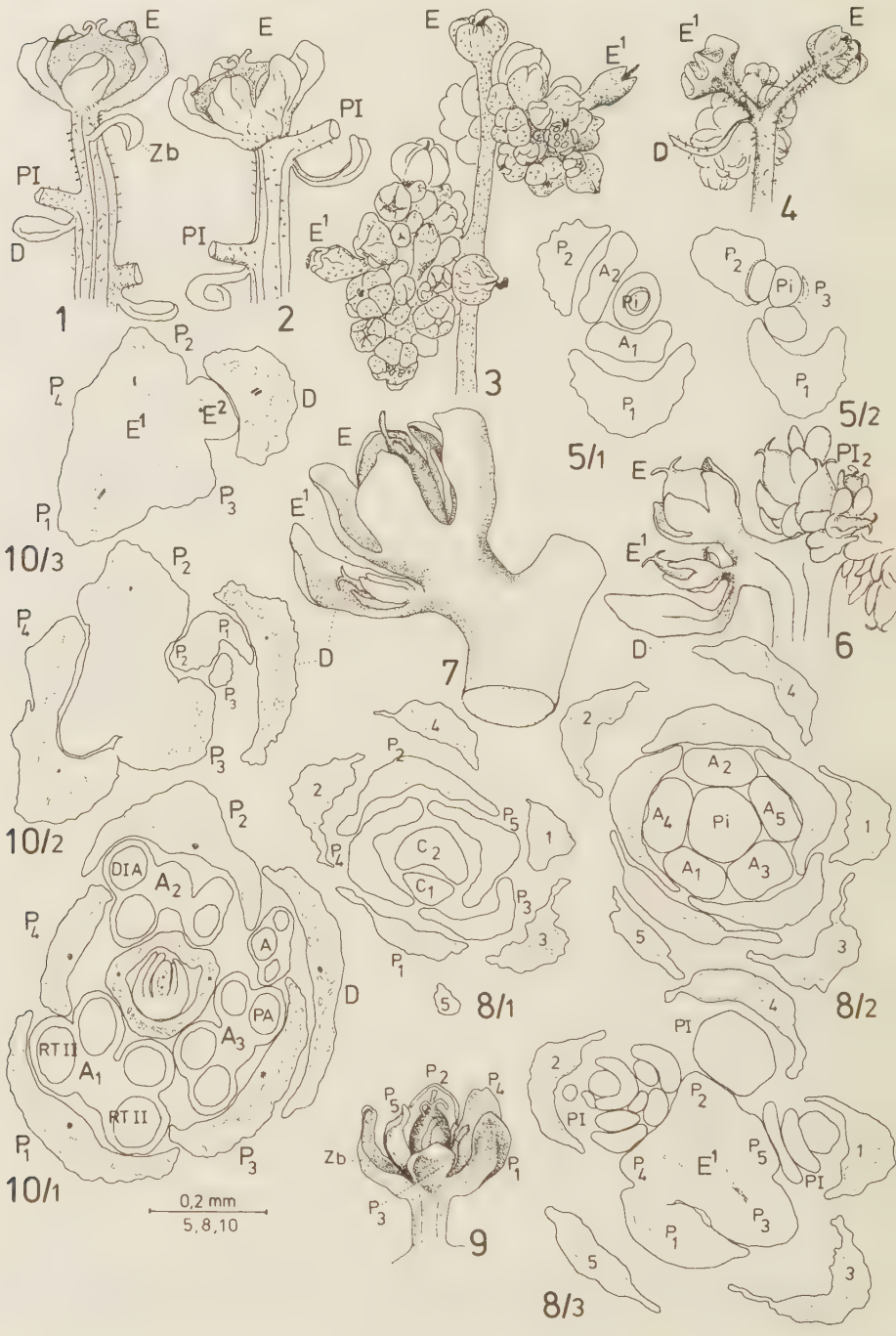
315: Älterer Embryo im Längsschnitt.
316, 317: Transversale Längsschnitte durch zwei Samen verschiedenen Alters (in Abb. 305 die Schnittrichtung angegeben), die die unterschiedliche Lage der Kotyledonen demonstrieren.
319, 318: Schnitt durch die Integumente bei verschieden alten Samenanlagen.
320: Medianer Längsschnitt durch eine Sekundanblüte mit dem abaxialen Perigonblatt, einem einzigen Staubblatt und dem Gynoeceum mit der basalen Samenanlage. In Tepalum und Karpelle sind die Lufträume eingezeichnet.
321: Höhlung des Fruchtknotens und Samenanlage zur Zeit der Befruchtung mit dem bis in die Mikropyle gewachsenen Pollenschlauch. Halbschematischer Längsschnitt.

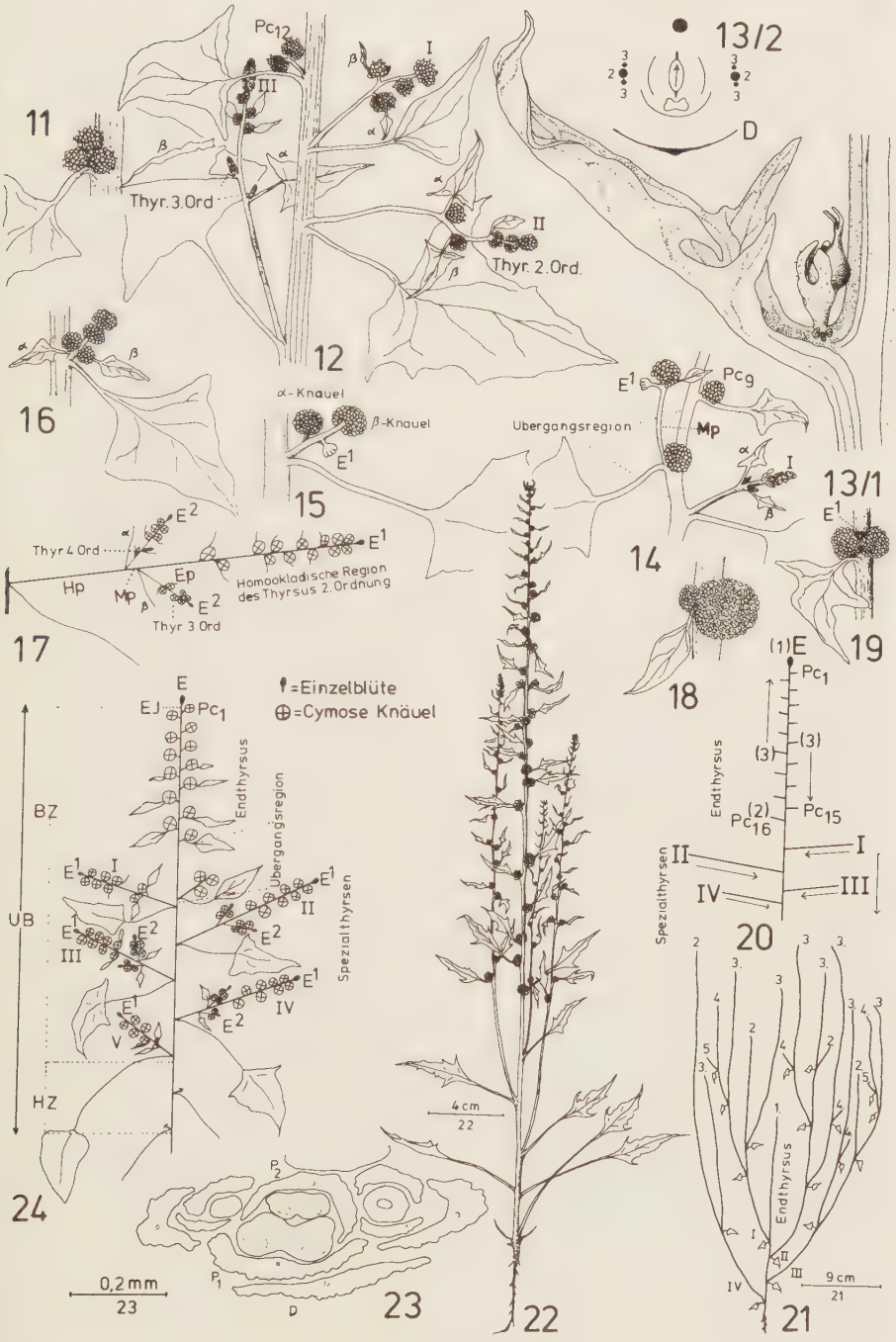
Abb. 322—334. *Chenopodium capitatum.*

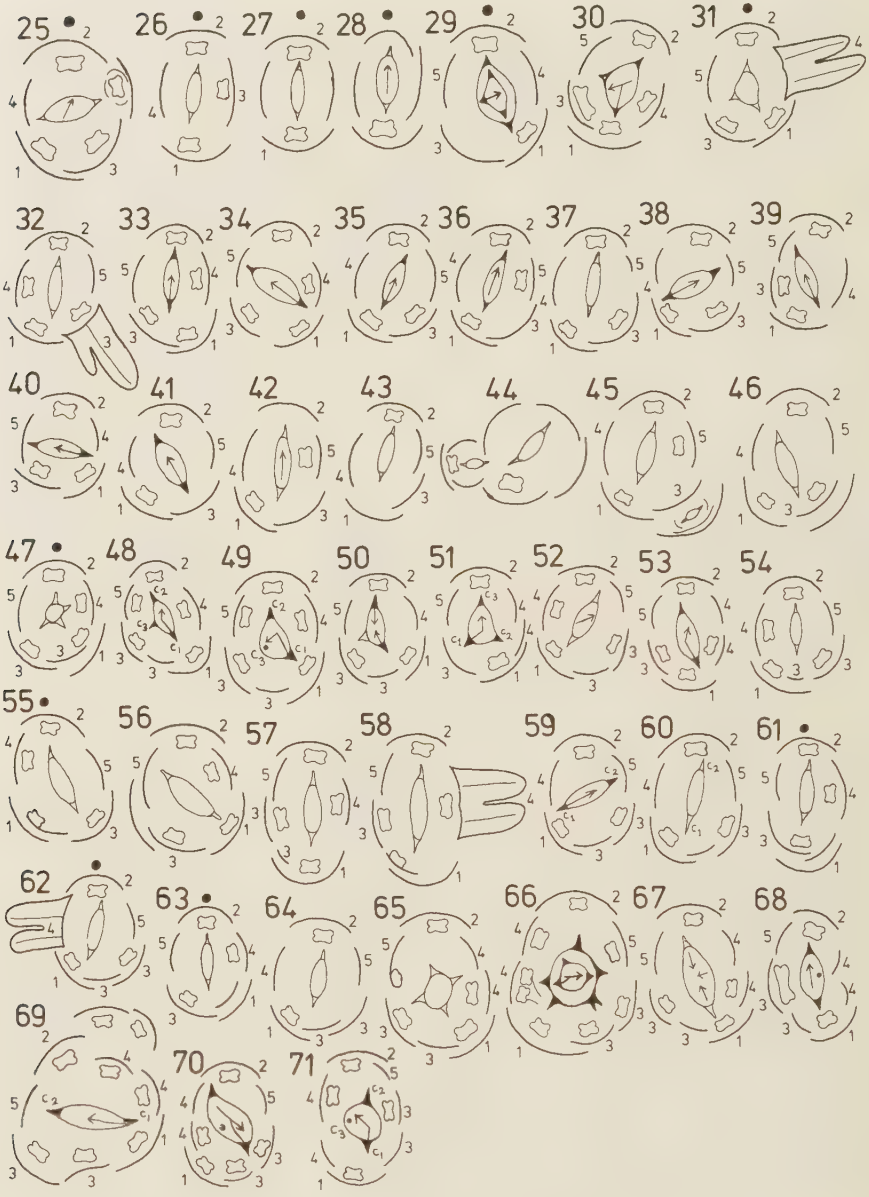
322—332: Entwicklung der Trichome im Längsschnitt.
333: Aufsicht auf die Blattepidermis mit Spaltöffnungen (anomocytischer Typ).
334: Querschnitt der Infloreszenzachse und eines Spezialthyrsus samt Tragblatt (D). α und β stellen die beiden Vorblätter des Spezialthyrsus dar. Beim β-Vorblatt ist die unilakunär dreispurige Innervierung des Blattes zu erkennen.

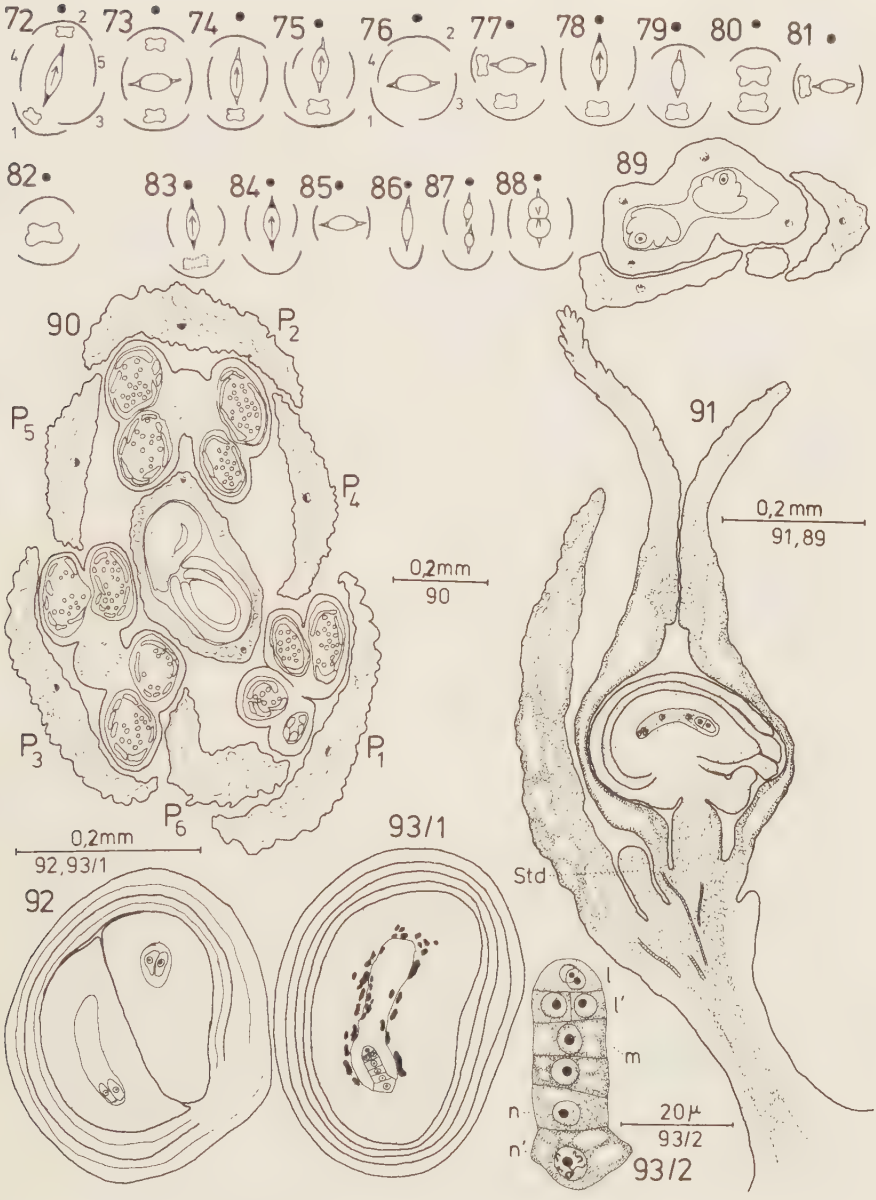
Abb. 335—356. *Chenopodium foliosum.*

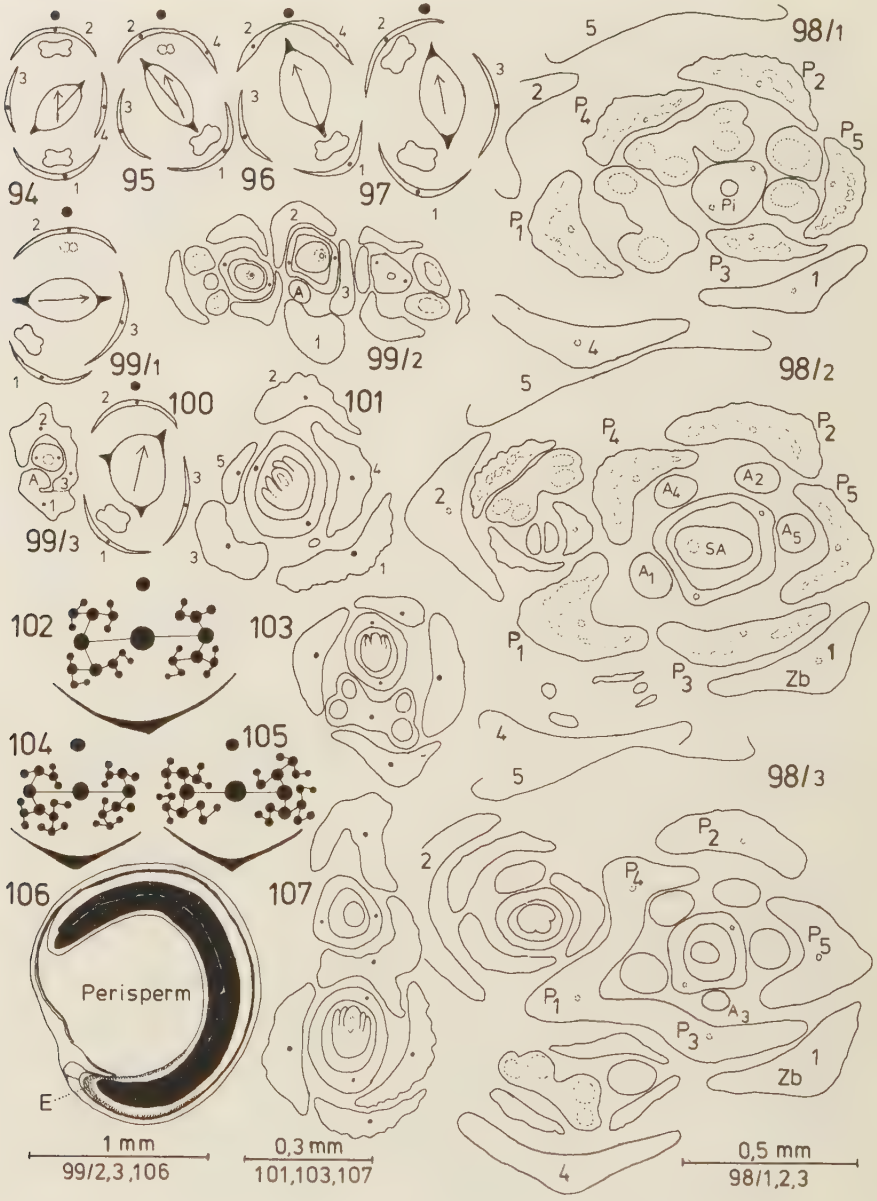
Bau der Anthere, Entwicklung der Mikrosporen und des männlichen Gametophyten.
335/1: Anthere im Längsschnitt (Übersichtsbild).
335/2: Linke Theka der vorigen Anthere mit Pollenmutterzellen und 4 Wandschichten.
339, 340, 336, 337: 1. Reifeteilung. In Abb. 339 Kern einer Pollenmutterzelle in früher Diakinese mit 9 Bivalenten (der Nucleolus hat sich noch nicht aufgelöst). Bei Abb. 340 eine Metaphaseplatte in Polansicht mit $n = 9$ Chromosomen; 336 Anaphase, 337 Telophase.
338, 341, 345, 342—344: 2. Reifeteilung. In Abb. 345 rechts eine Pollenmutterzelle in Telophase, links eine 2kernige Tapetumzelle. 342: Tetraedrisch angeordnete Pollentetrade, die vierte Mikrospore nicht gezeichnet. 343: Isobilaterale Anordnung der Mikrosporen. Abb. 344 zeigt 5 Mikrosporen in einer „Tetrade" (Polysporie).


E
PI
Zb
D
1
2
3
4
E¹
E²
P1
P2
P3
P4
P5
A1
A2
A3
A4
A5
Pi
PI
PI2
5/1
5/2
6
7
8/1
8/2
8/3
9
10/1
10/2
10/3
DIA
PA
RT II
C1
C2
0,2 mm
5,8,10


11
Pc12
III
I
β
α
Thyr. 3. Ord
II
Thyr. 2. Ord.
13/2
D
16
12
α-Knauel
β-Knauel
E1
15
Übergangsregion
Pc9
Mp
13/1
14
19
Thyr 4 Ord
E2
Hp
Mp
Ep
Homoökladische Region des Thyrsus 2. Ordnung
Thyr 3 Ord
17
18
(1)E
Pc1
(3)
Endthyrsus
Pc16
(2)
Pc15
II
I
IV
III
Spezialthyrsen
20
E
EJ
Pc1
=Einzelblüte
=Cymose Knäuel
BZ
UB
HZ
Endthyrsus
Übergangsregion
Spezialthyrsen
24
4cm
22
0,2mm
23
P2
P1
D
23
22
9cm
21


25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71

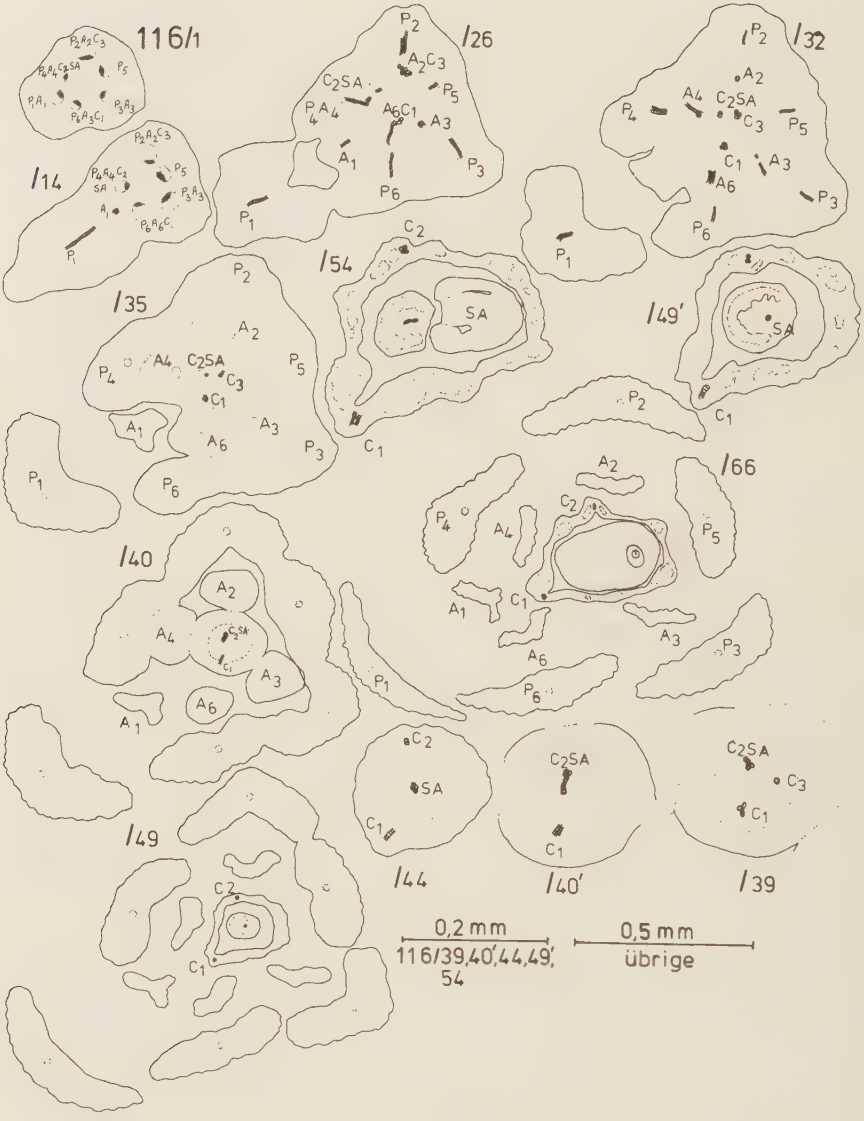

72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
P_1
P_2
P_3
P_4
P_5
P_6
0,2mm
90
0,2mm
92,93/1
91
0,2 mm
91,89
92
93/1
Std
l
l'
m
n
n'
20 µ
93/2
93/2


94
95
96
97
98/1
99/1
99/2
98/2
100
101
99/3
102
103
104
105
106
107
98/3
Perisperm
E
1 mm
99/2,3,106
0,3 mm
101,103,107
0,5 mm
98/1,2,3

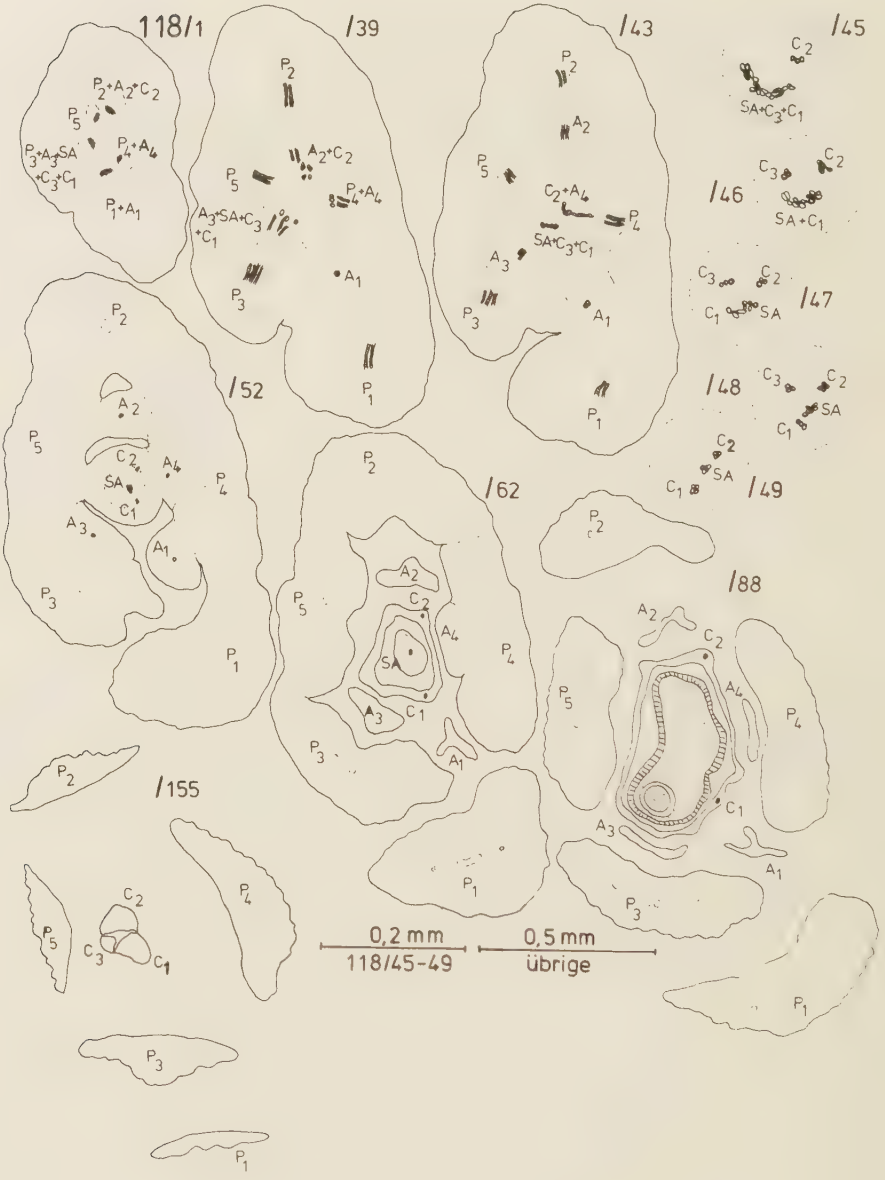
108
C
St
P1
109
D
110
D
P
111
D
St
P
112
D
P
50 µ

113
SA
C1
St
C2
P1
30 µ
113
/68
/107
/49'
114/49
/123
/76
/83
1 mm
114/49,114/123
0,2 mm
übrige

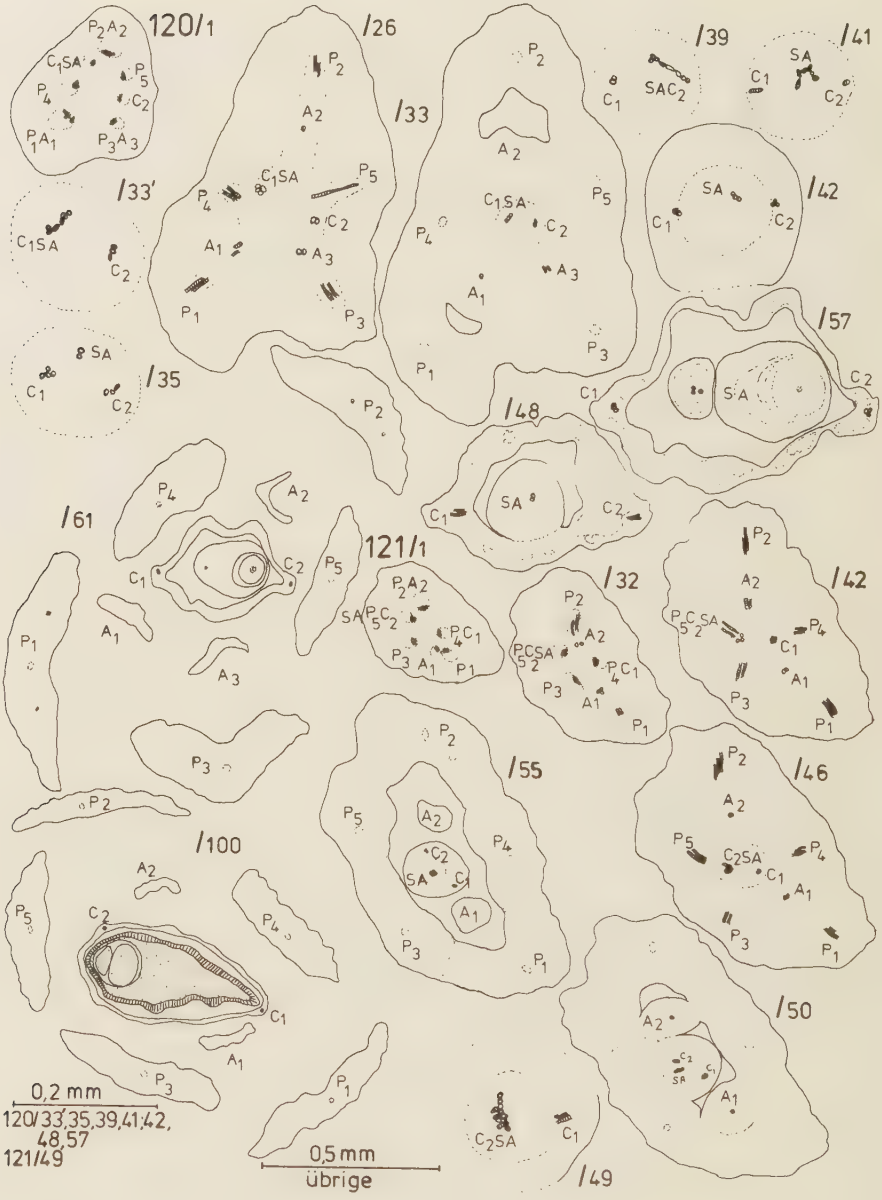
115/1
/23
/29
/37
/48
/63
/57
/45
/43
/53
/41
0,2 mm
115/41,45,48,53
0,5 mm
übrige


116/1
/26
/32
/14
/54
/35
/49'
/66
/40
/49
/44
/40'
/39
0,2 mm
116/39,40',44,49',54
0,5 mm
übrige

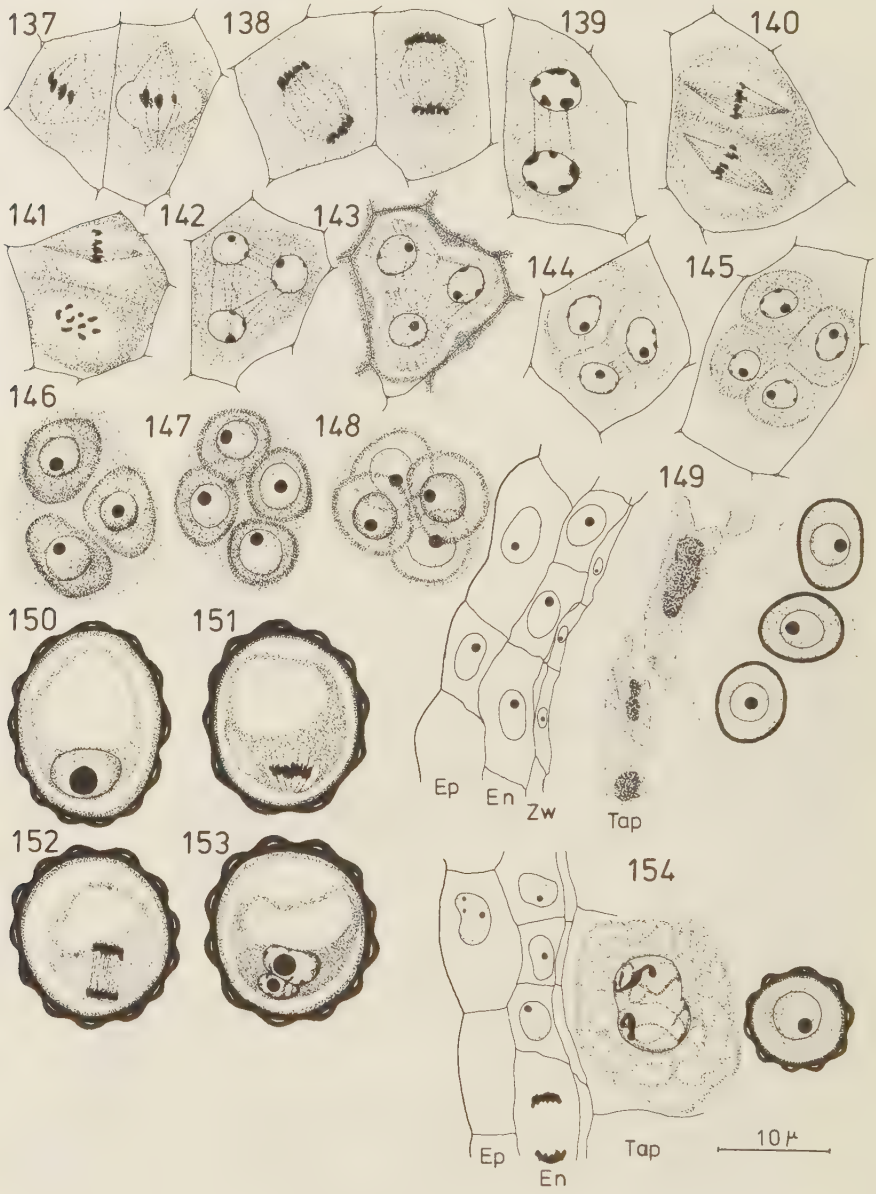
117/1
/31
/36
/47
/41
/54
/64
/123
/68
0,2 mm
117/47,64
0,5 mm
übrige


118/1
/39
/43
/45
/46
/47
/48
/49
/52
/62
/88
/155
0,2 mm
118/45-49
0,5 mm
übrige

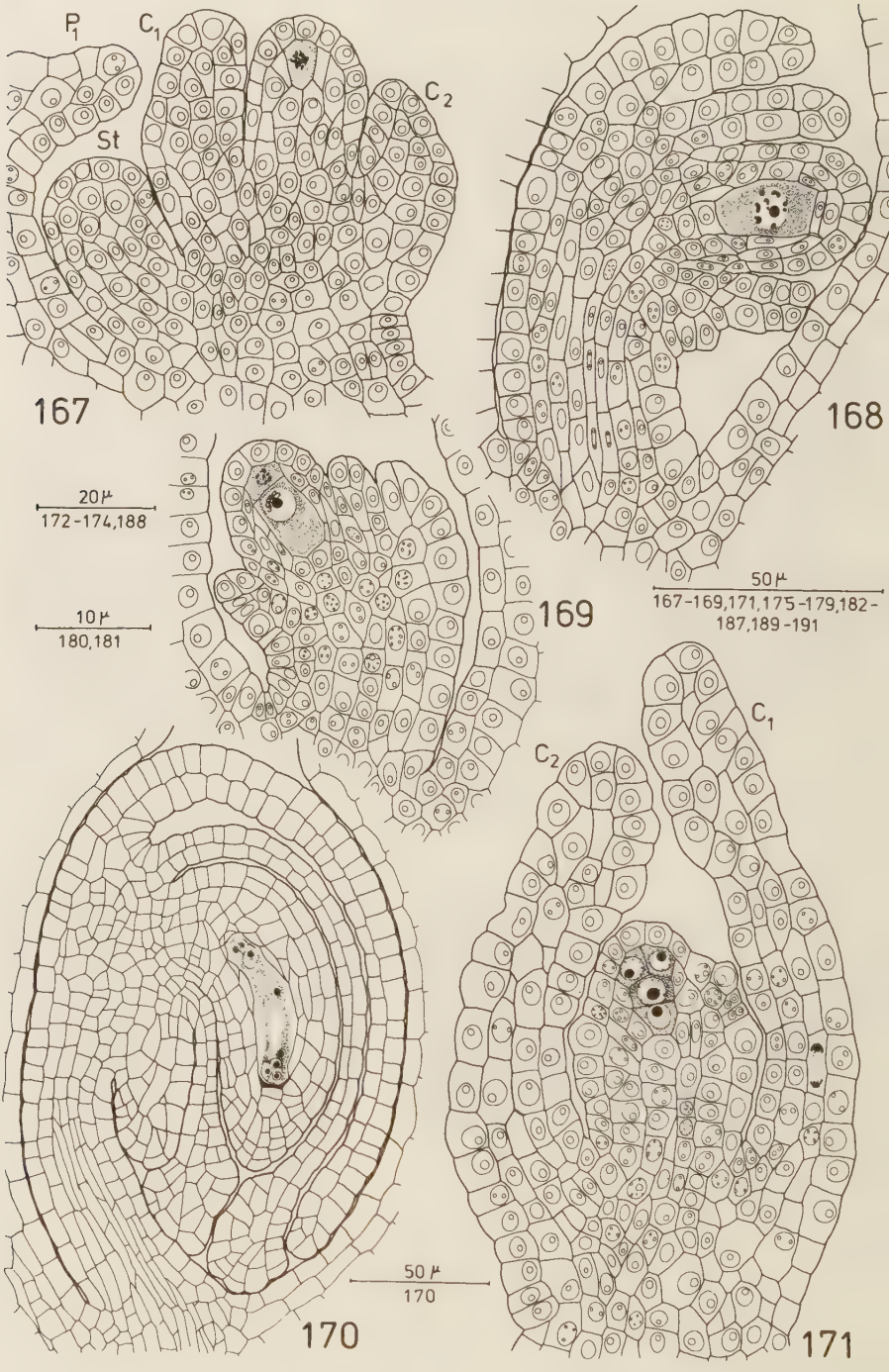
119/1
/59
/63
/67
/39
/70
/72
/75'
/78
/74
/75
/86
/124
0,2 mm
119/72,74,75'
0,5 mm
übrige


120/1
/26
/33
/39
/41
/33'
/42
/57
/35
/48
/61
121/1
/32
/42
/55
/46
/100
/50
/49
0,2 mm
120/33,35,39,41,42,
48,57
121/49
0,5 mm
übrige

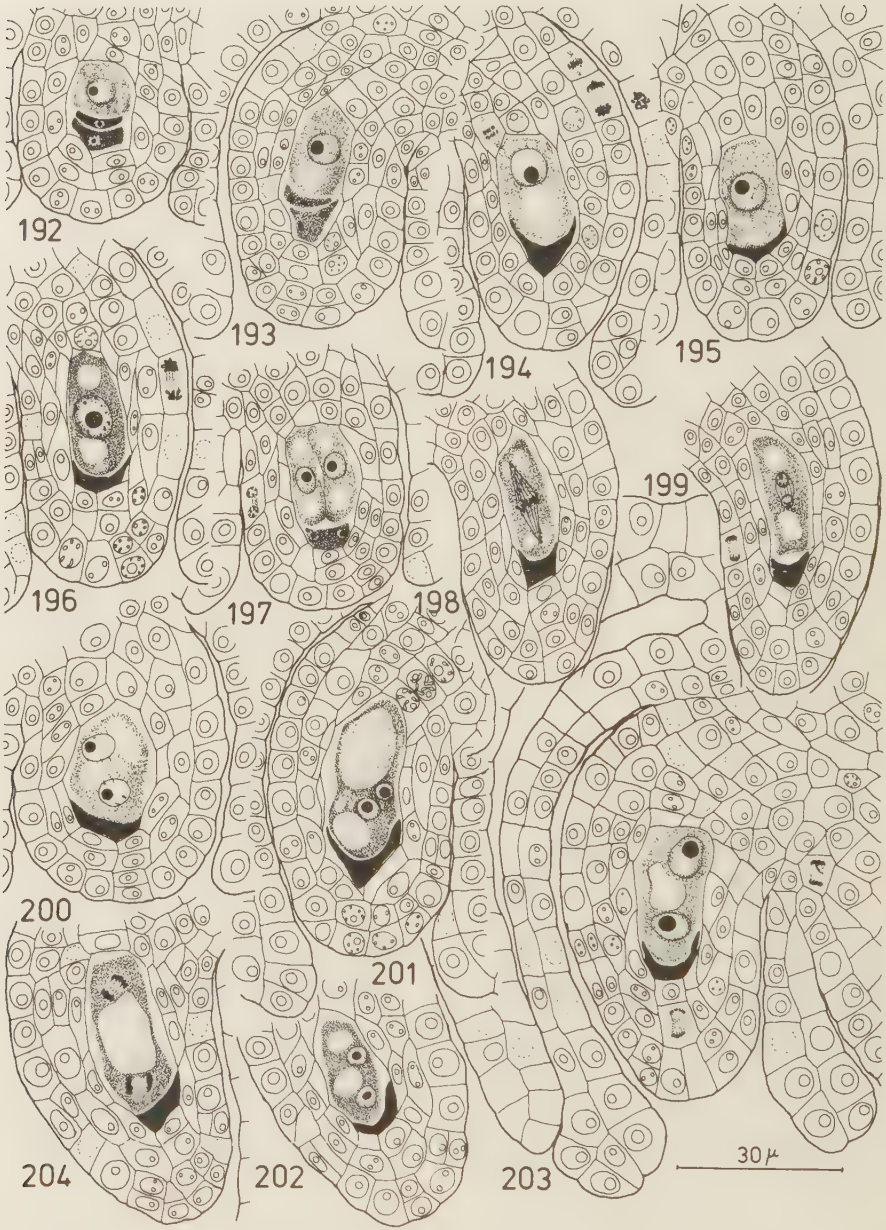
122
123
30 µ
122-124,126
124
10 µ
125,127-136
125
126
127
PMZ
PMZ
Tap
Zw
En
Ep
128
129
Tap
130
131
132
133
PMZ
Tap
Zw
En
Ep
136
135
134

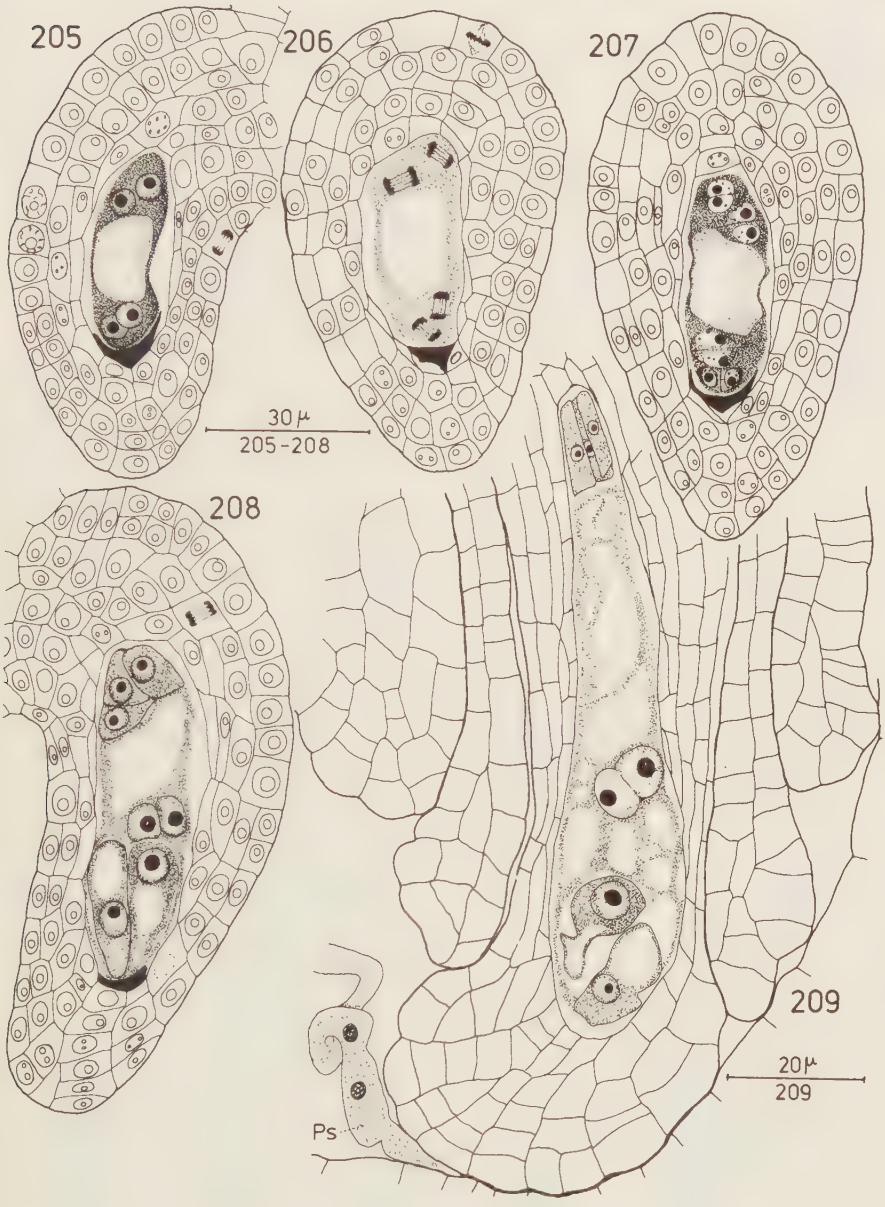

137
138
139
140
141
142
143
144
145
146
147
148
149
150
151
152
153
154
Ep
En
Zw
Tap
Ep
En
Tap
10 µ

155
156
157
158
0,1mm
161,166
159
160
161
162
Tap
163
164
10 µ
164
50 µ
165
165
166
10 µ
155-160,162,
163

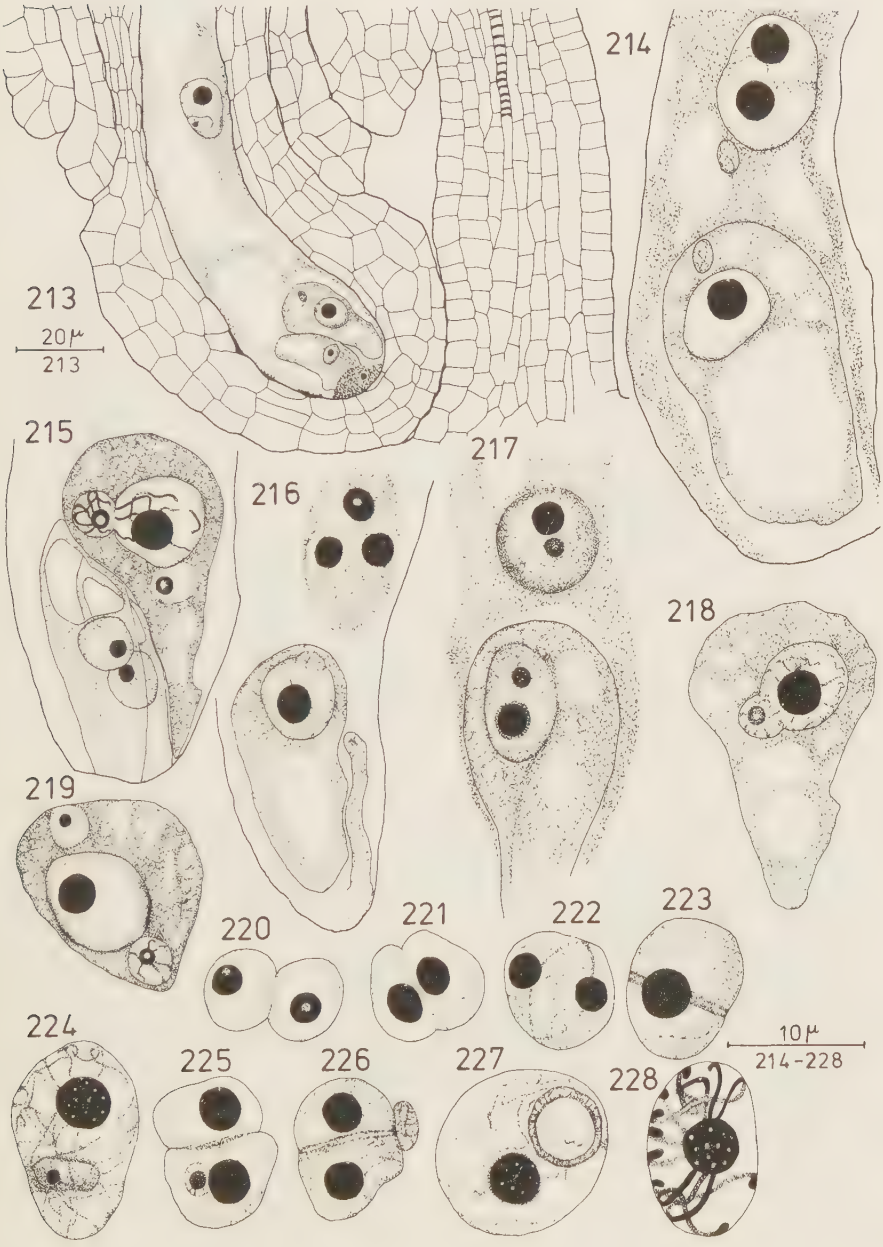

P1
C1
C2
St
167
168
169
20 µ
172-174,188
10 µ
180,181
50 µ
167-169,171,175-179,182-187,189-191
C1
C2
50 µ
170
170
171

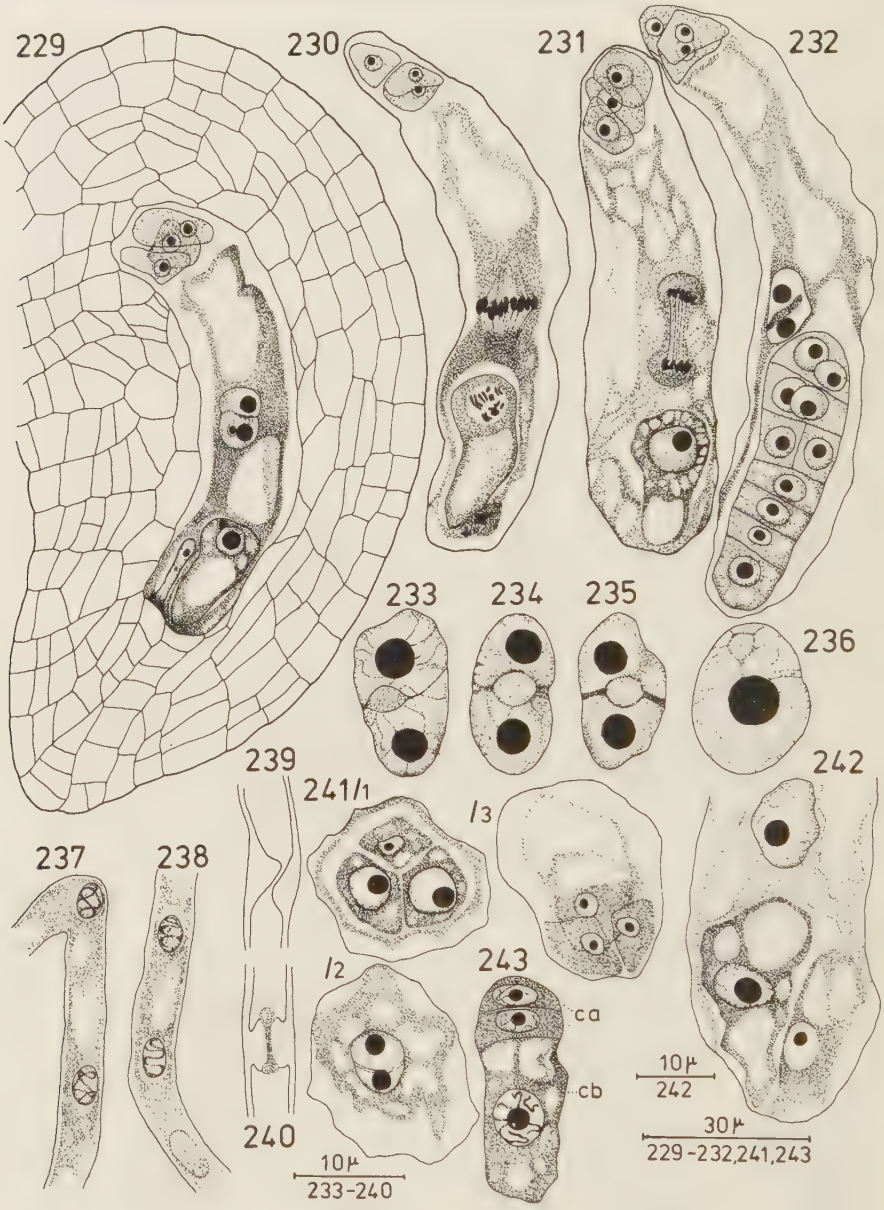
172
173
174
175
176
177
178
179
180
181
182
183
184
185
186
187
188
189
190
191

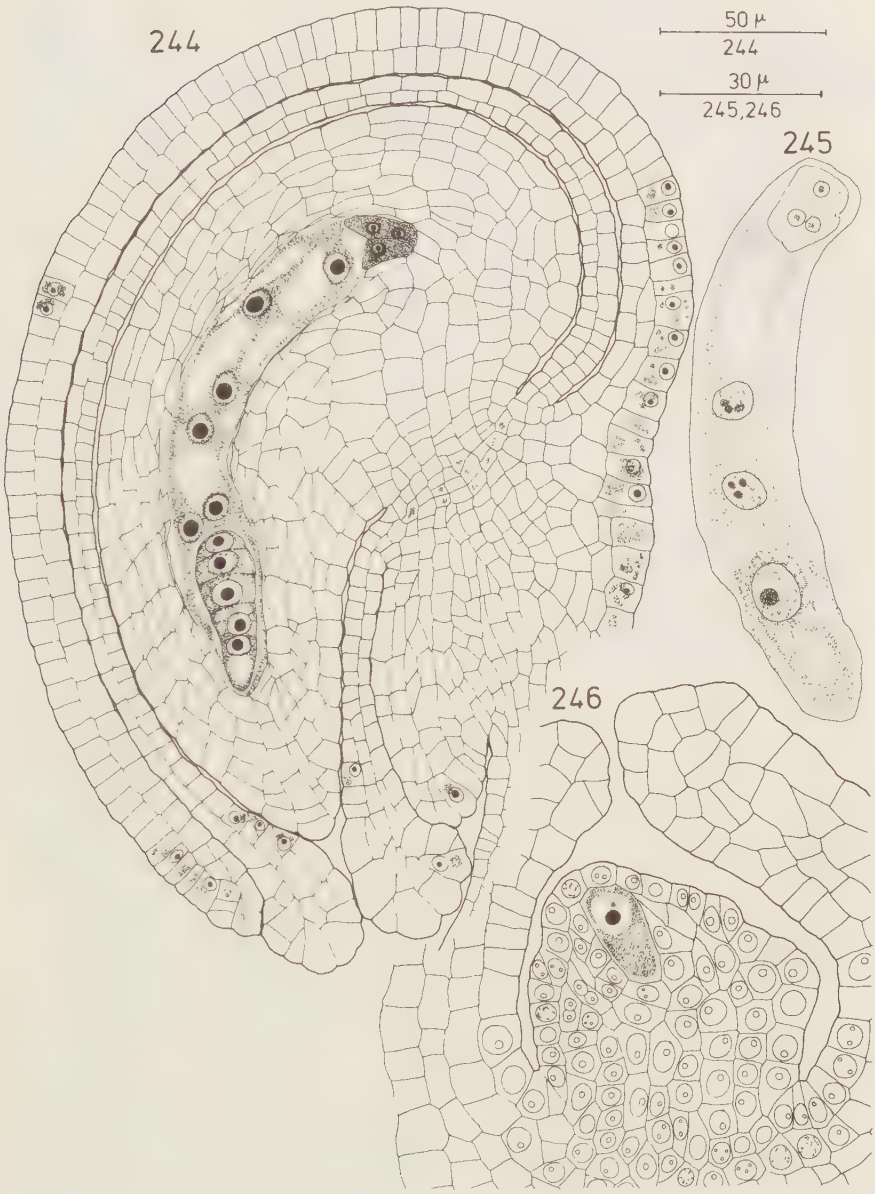

192
193
194
195
196
197
198
199
200
201
202
203
204
30 µ

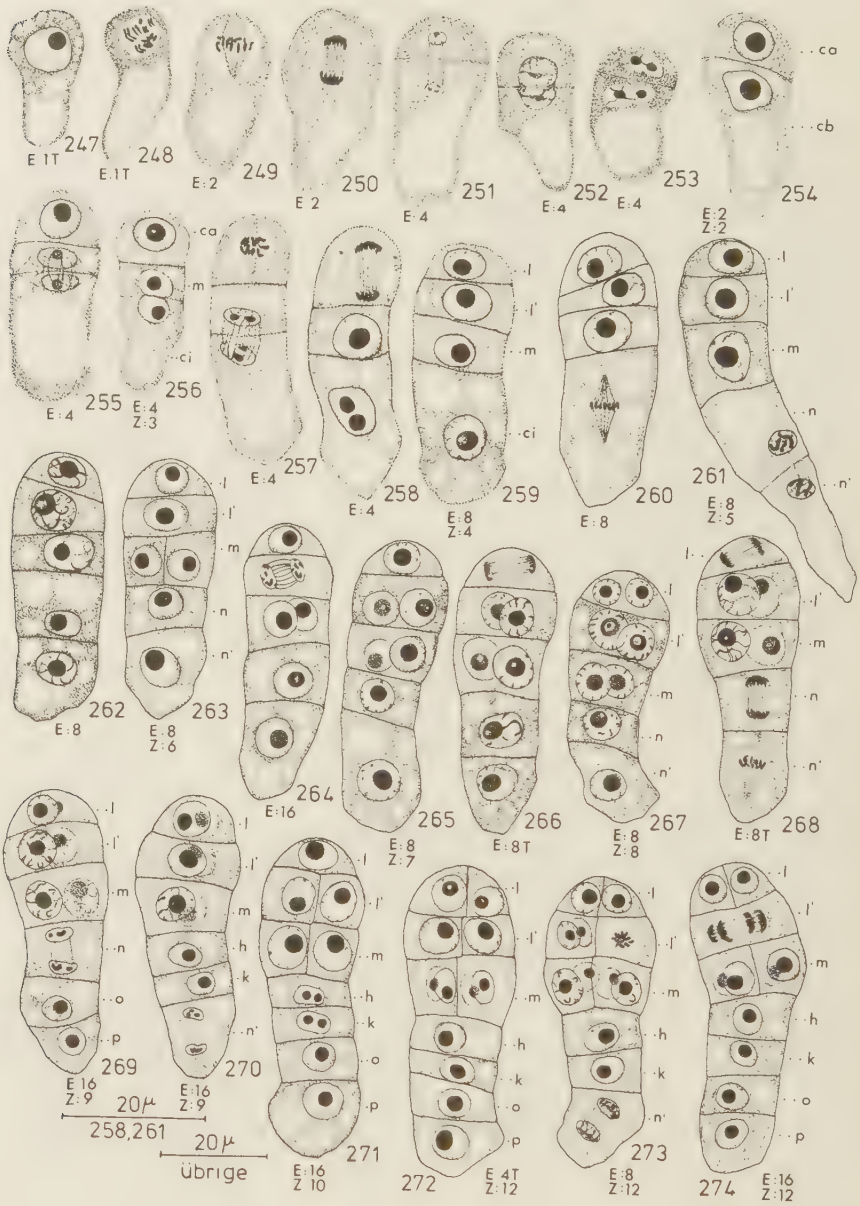

205
206
207
30 µ
205-208
208
209
20 µ
209
Ps

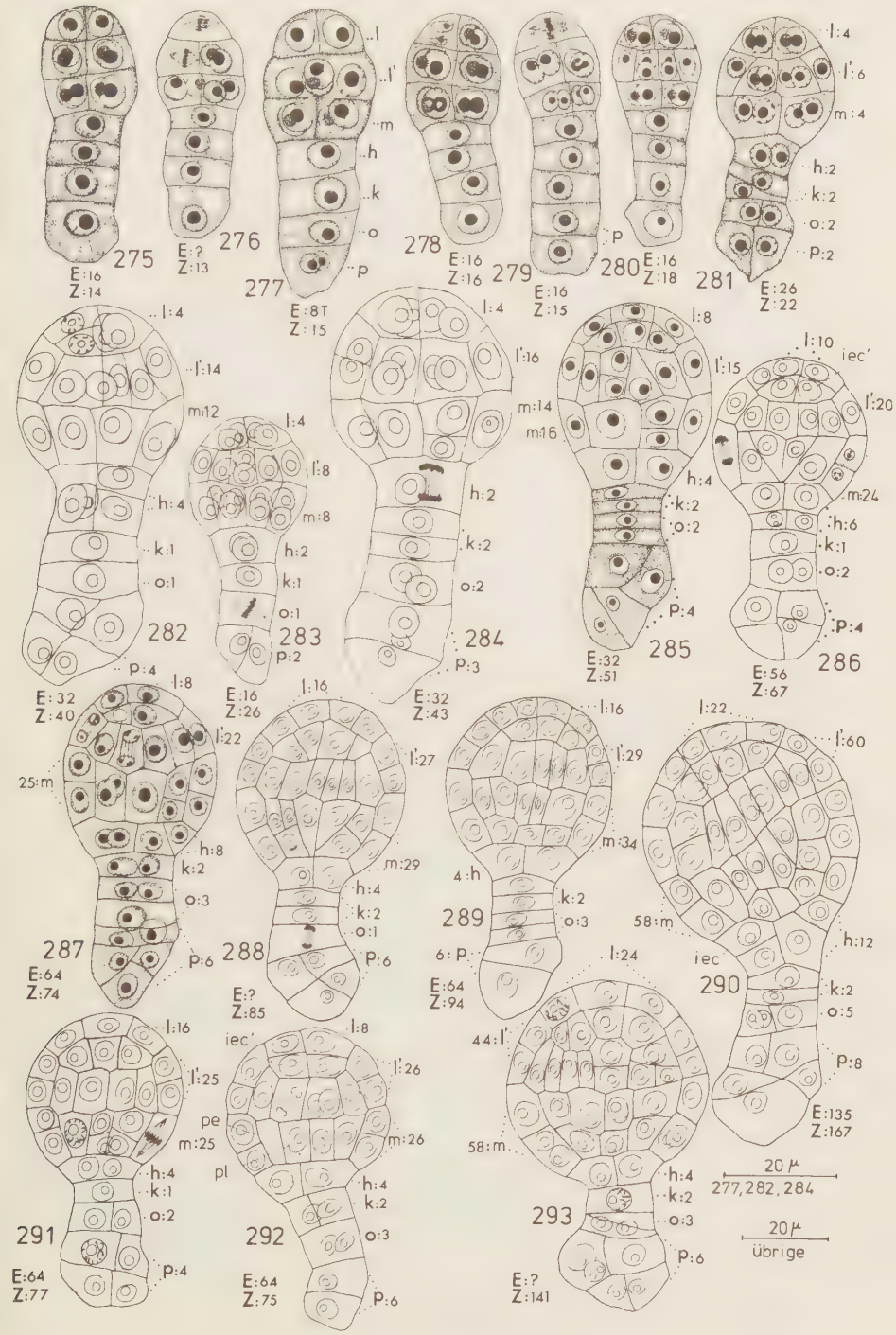
210/1
211
/2
20 µ
212

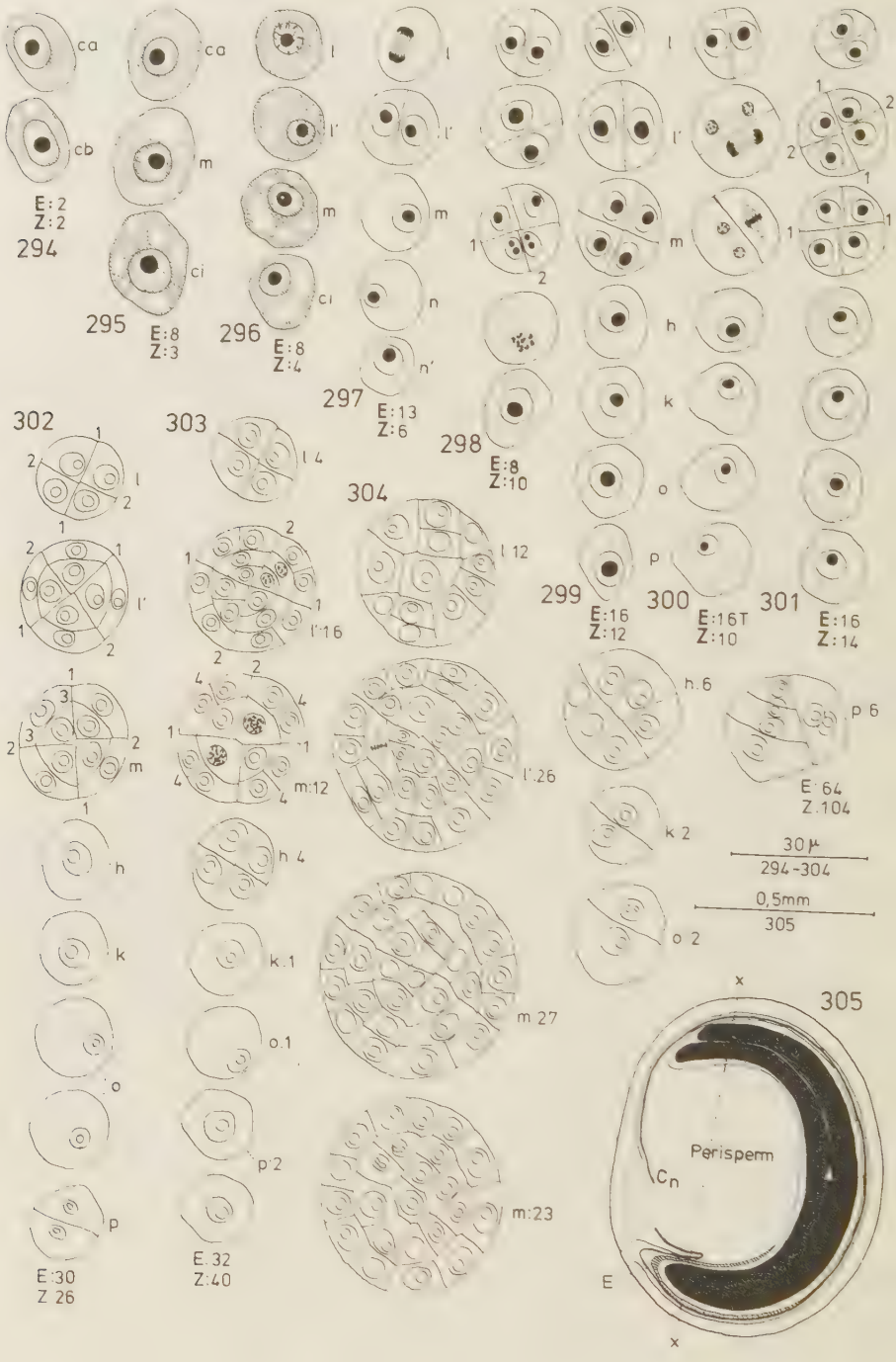

213
20 µ
213
214
215
216
217
218
219
220
221
222
223
10 µ
214-228
224
225
226
227
228


229
230
231
232
233
234
235
236
237
238
239
241/1
1/3
242
1/2
243
ca
cb
240
10 µ
233-240
10 µ
242
30 µ
229-232,241,243

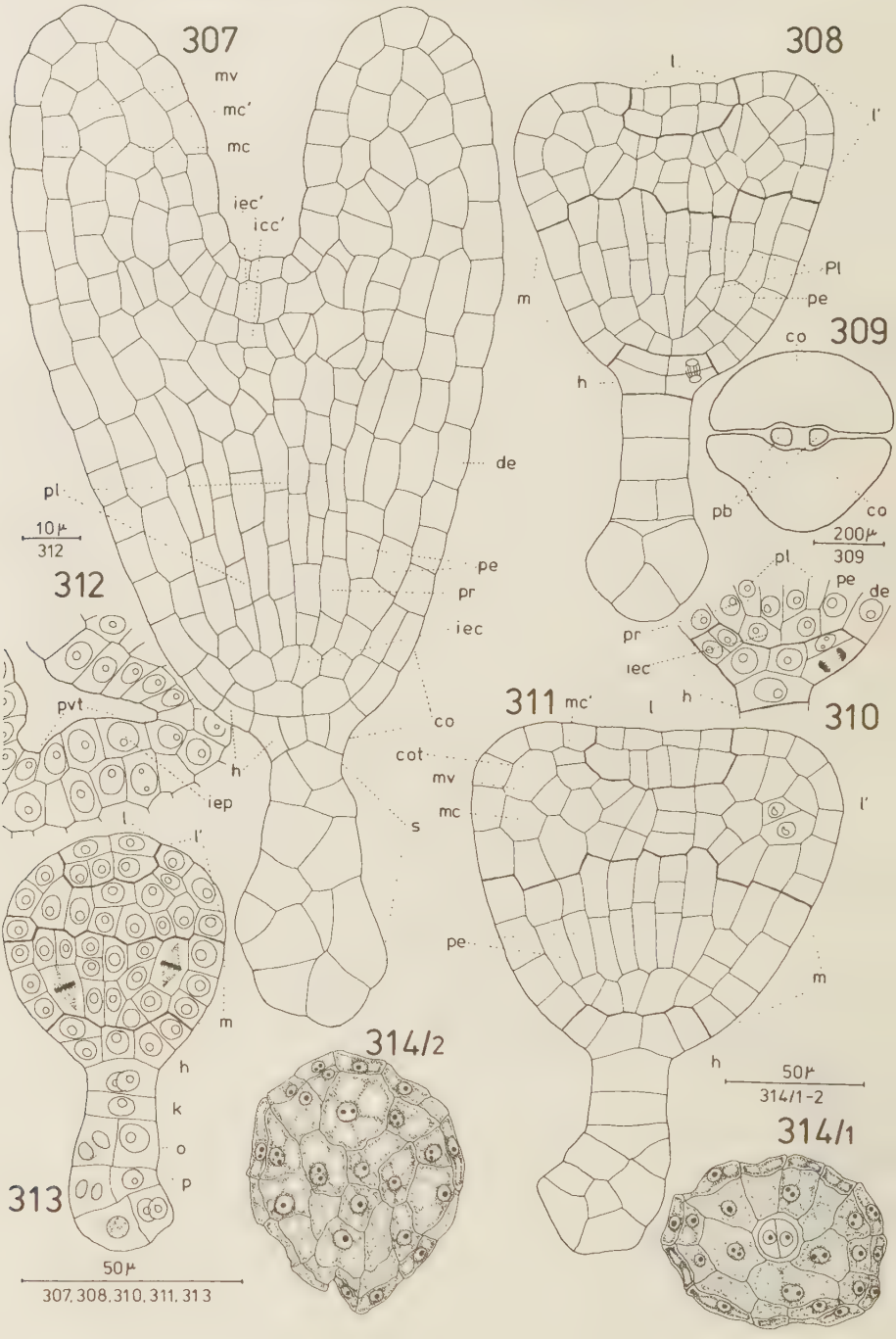

244
50 µ
244
30 µ
245,246
245
246

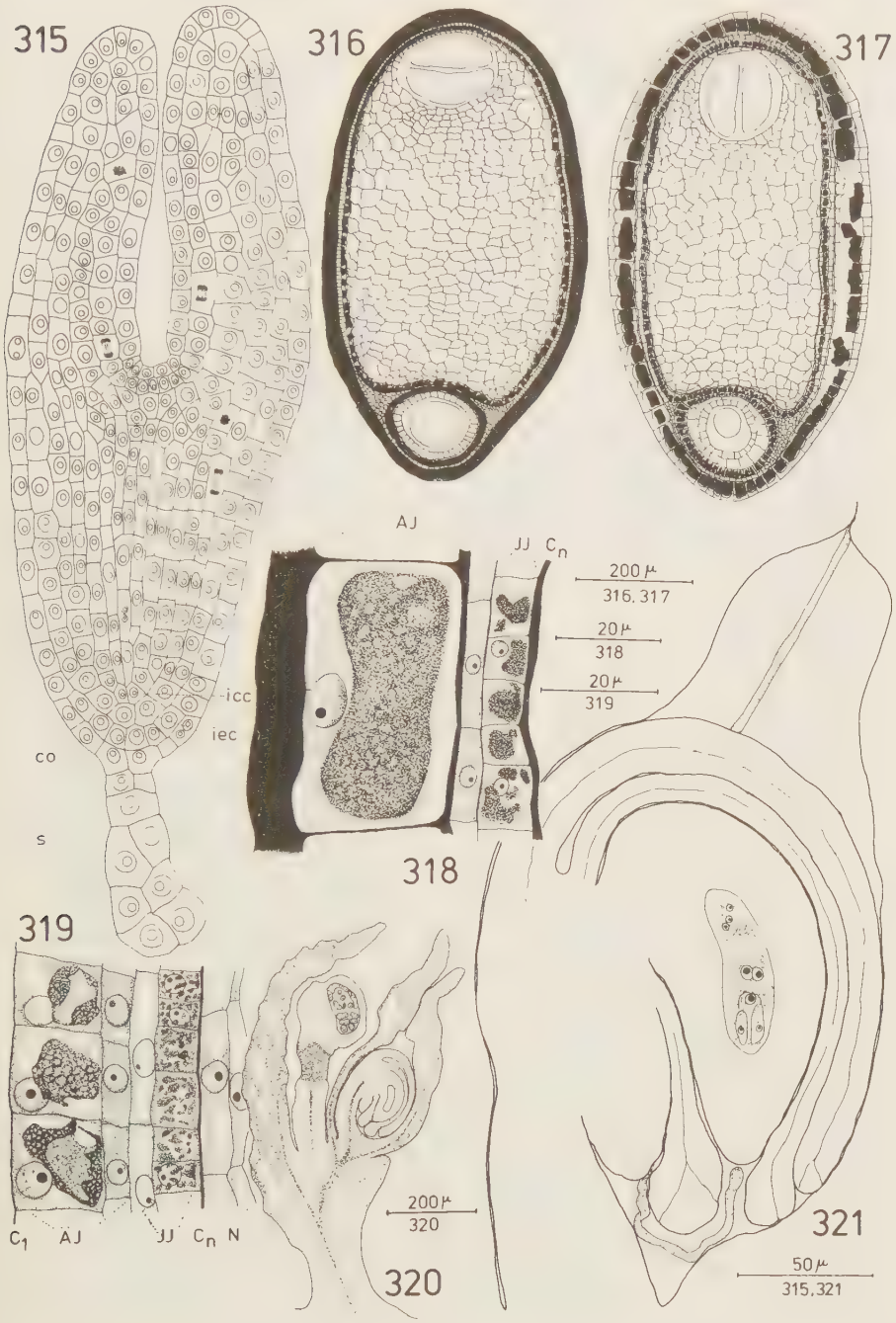

247
E 1T
248
E 1T
249
E:2
250
E 2
251
E·4
252
E:4
253
E:4
254
ca
cb
255
E:4
256
E:4
Z:3
ca
m
ci
257
E:4
258
E:4
259
E:8
Z:4
l
l'
m
ci
260
E:8
261
E:8
Z:5
E:2
Z:2
l
l'
m
n
n'
262
E:8
263
E:8
Z:6
l
l'
m
n
n'
264
E:16
265
E:8
Z:7
266
E:8T
267
E:8
Z:8
268
E:8T
269
E:16
Z:9
270
E:16
Z:9
20μ
258,261
20μ
übrige
271
E:16
Z 10
272
E 4T
Z:12
273
E:8
Z:12
274
E:16
Z:12
l
l'
m
h
k
o
p
n'

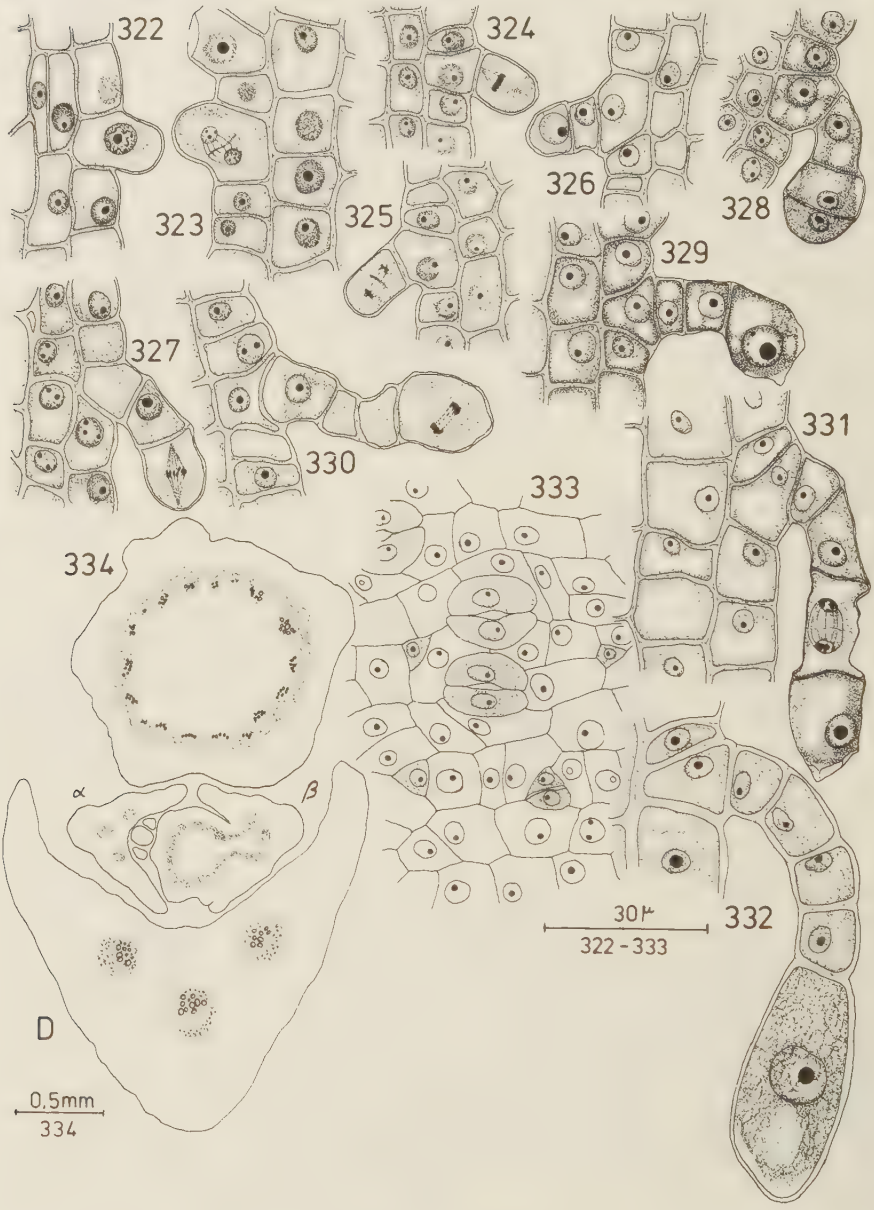

275
E:16
Z:14
276
E:?
Z:13
277
E:8T
Z:15
278
E:16
Z:16
279
E:16
Z:15
280
E:16
Z:18
281
E:26
Z:22
282
E:32
Z:40
283
E:16
Z:26
284
E:32
Z:43
285
E:32
Z:51
286
E:56
Z:67
287
E:64
Z:74
288
E:?
Z:85
289
E:64
Z:94
290
E:135
Z:167
291
E:64
Z:77
292
E:64
Z:75
293
E:?
Z:141
20 µ
277, 282, 284
20 µ
übrige


294
E:2
Z:2
295
E:8
Z:3
296
E:8
Z:4
297
E:13
Z:6
298
E:8
Z:10
299
E:16
Z:12
300
E:16T
Z:10
301
E:16
Z:14
302
303
304
E:30
Z 26
E. 32
Z:40
E 64
Z:104
30 µ
294-304
0,5mm
305
Perisperm
Cn
E

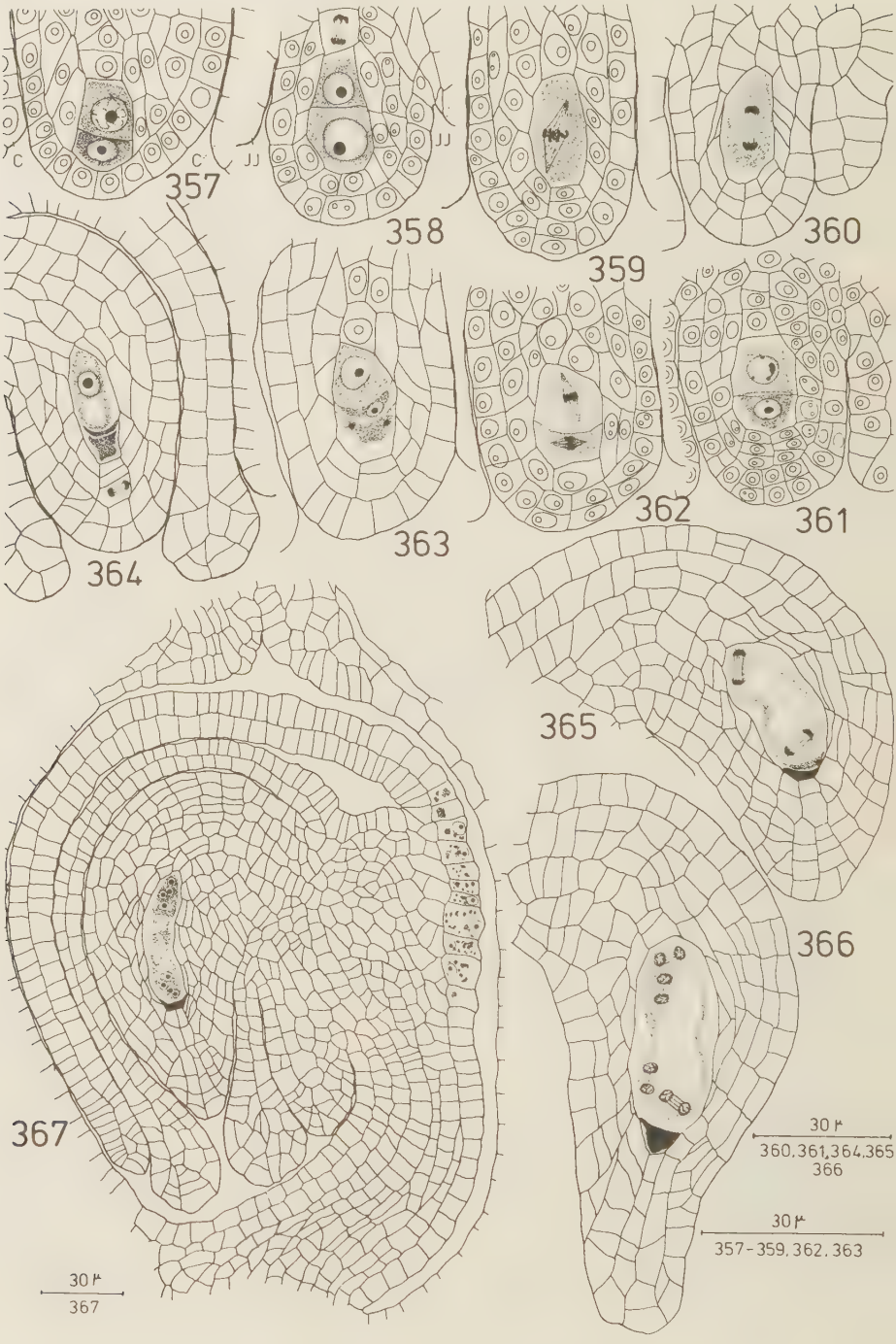
306
100µ

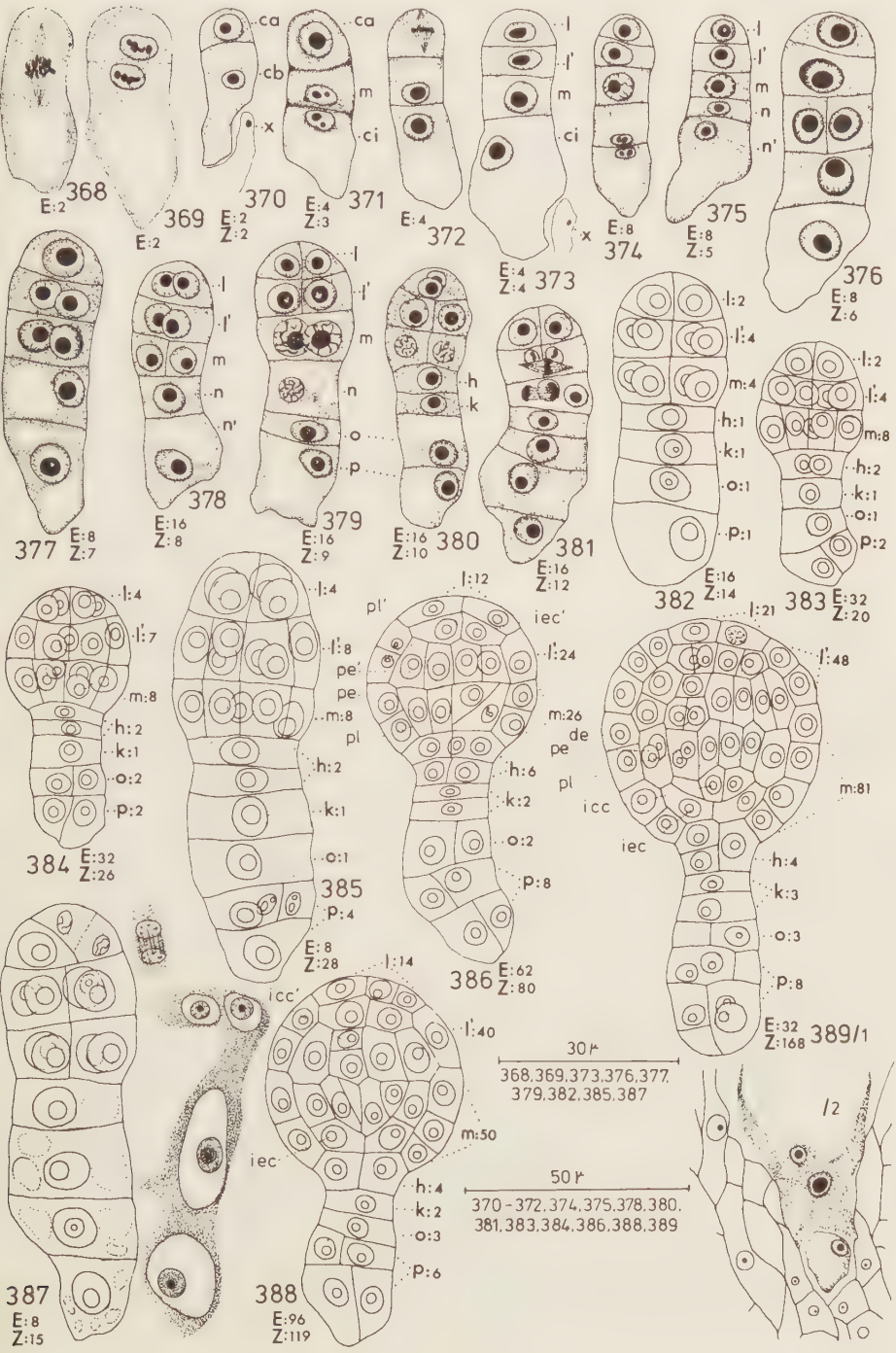

307
mv
mc'
mc
iec'
icc'
de
pe
pr
iec
co
cot
mv
mc
s
pl
10 µ
312
312
pvt
h
iep
l
l'
m
h
k
o
p
313
50 µ
307, 308, 310, 311, 313
314/2
308
l
l'
Pl
pe
m
h
309
co
pb
co
200 µ
309
pl
pe
de
pr
iec
311 mc'
l
h
310
l'
pe
m
h
50 µ
314/1-2
314/1

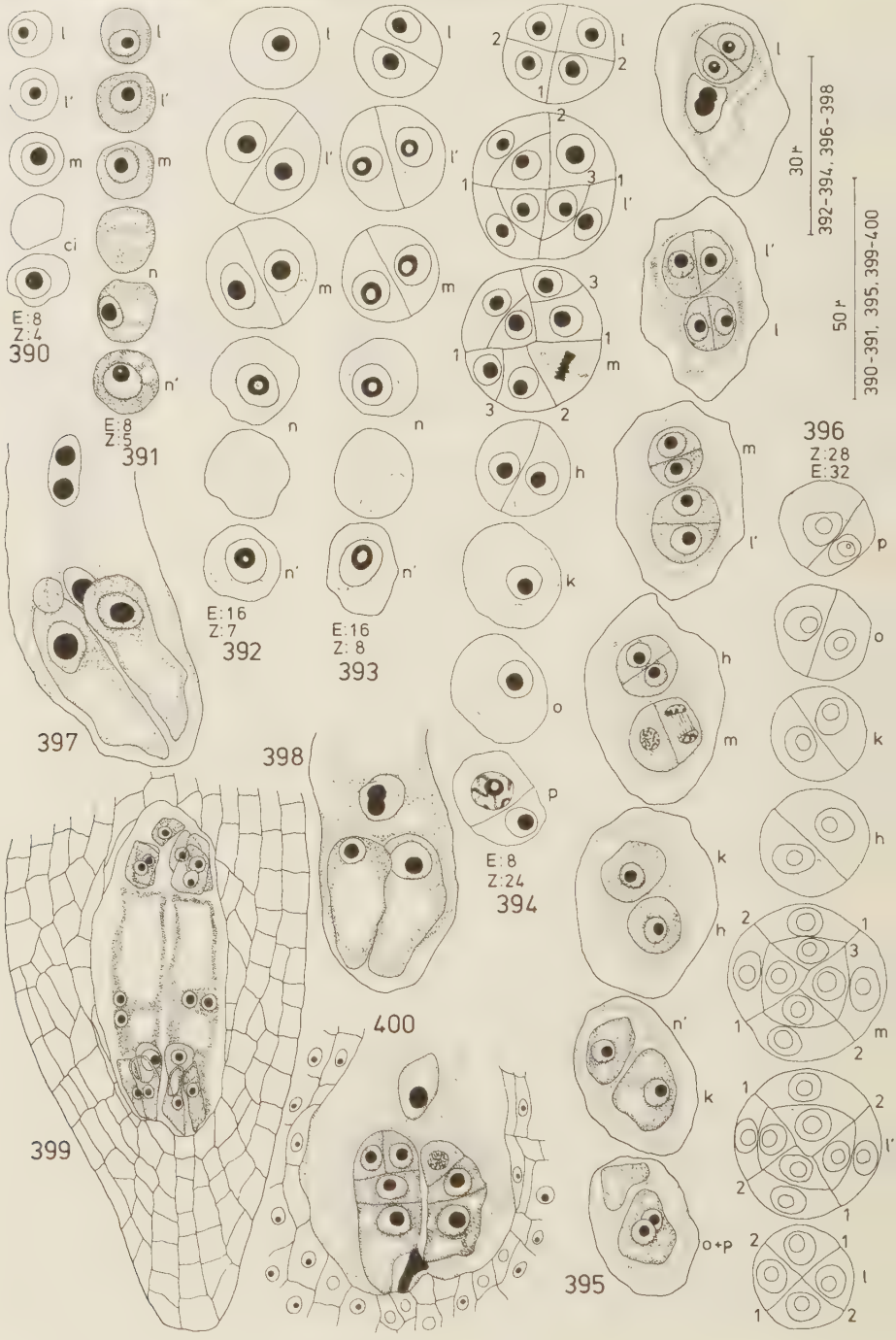

315
316
317
AJ
JJ Cn
200 µ
316, 317
20 µ
318
20 µ
319
icc
iec
co
s
318
319
200 µ
320
C1 AJ JJ Cn N
320
321
50 µ
315, 321


322
323
324
325
326
328
329
327
330
331
333
334
α
β
D
0,5mm
334
30μ
322 - 333
332

336
337
338
20 µ
346,348-350,353,355,356
20 µ
1/2
339
340
341
335/1
343
345
342
344
346
347
348
349/1
1/2
350
351
352
354
353
355
356
5 µ
336,339
10 µ
337,338,340-345,347,351,352,354


C
C
357
JJ
JJ
358
359
360
364
363
362
361
365
366
367
30 µ
360, 361, 364, 365
366
30 µ
357-359, 362, 363
30 µ
367


368
E:2
369
E:2
E:2
370
ca
cb
x
E:2
Z:2
371
ca
m
ci
E:4
Z:3
372
E:4
373
l
l'
m
ci
x
E:4
Z:4
374
E:8
375
l
l'
m
n
n'
E:8
Z:5
376
E:8
Z:6
377
E:8
Z:7
378
l
l'
m
n
n'
E:16
Z:8
379
l
l'
m
n
o
p
E:16
Z:9
380
h
k
E:16
Z:10
381
E:16
Z:12
382
l:2
l':4
m:4
h:1
k:1
o:1
p:1
E:16
Z:14
383
l:2
l':4
m:8
h:2
k:1
o:1
p:2
E:32
Z:20
384
l:4
l':7
m:8
h:2
k:1
o:2
p:2
E:32
Z:26
385
l:4
l':8
pe'
pe
m:8
pl
h:2
k:1
o:1
p:4
E:8
Z:28
386
l:12
pl'
iec'
l':24
m:26
de
pe
h:6
k:2
o:2
p:8
E:62
Z:80
387
E:8
Z:15
388
l:14
icc'
l':40
iec
m:50
h:4
k:2
o:3
p:6
E:96
Z:119
389/1
l':48
m:81
pl
icc
iec
h:4
k:3
o:3
p:8
E:32
Z:168
30 µ
368.369.373.376.377.
379.382.385.387
50 µ
370-372.374.375.378.380.
381.383.384.386.388.389
/2


E:8
Z:4
390
E:8
Z:5
391
E:16
Z:7
392
E:16
Z:8
393
E:8
Z:24
394
396
Z:28
E:32
30 µ
392-394, 396-398
50 µ
390-391, 395, 399-400
397
398
399
400
395

348: Ausschnitt aus einem Sporangium, dessen Pollenkörner die RT II bereits abgeschlossen haben, mit einer Pollenmutterzelle, die keine Karyo- und Cytokinese durchgemacht hat. Daneben Kleinkernbildung.
346 unten links, 347 unten links, 352, 349/1, 351, 356: Normale Entwicklung der jungen Mikrospore zum reifen, 3kernigen Pollenkorn (in der angegebenen Reihenfolge).
346: 3 Pollenkörner aus demselben Mikrosporangium; oben ein Zwergpollenkorn, unten rechts ein junges Riesenpollenkorn mit 4 Kernen, links ein normales Pollenkorn.
347: 3 Pollenkörner aus demselben Mikrosporangium. Oben ein Dyadenpollenkorn mit einem zusätzlichen Mikronucleus; unten rechts ein Pollenkornkomplex, durch Verwachsung aus den 4 Mikrosporen einer Tetrade entstanden (nur 3 im Schnitt getroffen); unten links ein normales Pollenkorn.
349/2: 2 miteinander verwachsene Pollenkörner.
350, 353: 2 Gigaspollenkörner.
355: Gigaspollenkorn mit 2 generativen Zellen.
354: Pollenkorn, an dessen Wandbildung vermutlich Ubischkörper beteiligt sind.

Abb. 357—367. *Chenopodium foliosum.*

Makrosporogenese und Entwicklung des weiblichen Gametophyten. Bei 358—363 der Umriß des inneren Integuments angedeutet.
357: Sekundäre Archesporzelle (= MMZ) mit der darüberliegenden Deckzelle. Die Integumente sind noch nicht angelegt.
358: 2 sekundäre Archesporzellen.
359, 360: 1. Reifeteilung. Im Nucellus bereits 2 Deckzellagen.
361: Dyadenstadium; die mikropylare Dyadenzelle mit dichterem Plasma und kleinerem Kern. 3 Deckzellschichten; auch die Nucellusepidermis zeigt Zellteilungen.
362: 2. Reifeteilung.
363: Die fertile chalazale Makrospore und die darüber degenerierende Makrospore und Dyadenzelle, letztere mit 2 Makrosporenkernen.
364: 1kerniger Embryosack.
365: Sich teilender 2kerniger Embryosack.
366: Teilung vom 4- zum 8kernigen Embryosack.
367: Höhlung des Gynoeceums mit der vollständig gekrümmten Samenanlage, die einen jungen 8kernigen Embryosack aufweist. Der Rest der degenerierten Makrosporen immer noch als schwarzer Strich am mikropylaren Ende sichtbar. Abaxial (rechts) in den Zellen der Epidermis sind harzartige Inhaltsstoffe eingelagert.

Abb. 368—389. *Chenopodium foliosum.*

Embryoentwicklung von der Zygote bis zum 168zelligen Embryo in Längsschnitten. Die Abb. 368—382 geben den ganzen Embryo wieder, Abb. 383—389/1 dagegen nur den Medianschnitt. Die volle Zellzahl jeder Etage ist neben dem Embryo notiert. Auch die Gesamtzellzahl (Z) eines jeden Embryos und die Zahl der Endospermkerne (E) aus demselben Embryosack wurde jeweils angegeben.
368, 369: In Teilung begriffene Zygote.
370, 373: 2- bzw. 4zelliger Embryo, daneben der Rest des Pollenschlauchs mit einem X-Körper.
387: 15zelliger Embryo und 6 von insgesamt 8 Endospermkernen, die mit ihm vergesellschaftet waren.
389/2: Chalazale Partie des Embryosacks, aus dem der Embryo in Abb. 389/1 stammt. Unter dem nucleären Endosperm ist, in Nucellusgewebe eingebettet, eine der 3 stark vakuolisierten Antipoden zu sehen.

Abb. 390—400. *Chenopodium foliosum.*

390—396: Querschnittserien von 4- bis 28zelligen Embryonen. Die Zellwände der Anlegungsfolge nach mit „1"—„3" beziffert.
395: 2 10zellige Embryonen und 2 noch nicht völlig verschmolzene Polkerne. Die 3 Antipoden wurden nicht gezeichnet.
397, 398, 400: Längsschnitte durch die vordere Partie von Embryosäcken.
397: 2 befruchtete Eizellen; über der linken ein überzähliger, aufgeblähter Spermakern (die Synergide weggelassen). Dazu 2 Endospermkerne.
398: 2 Eizellen — links eine Synergideneizelle —, darüber 2 verschmelzende Polkerne (eine Synergide weggelassen).
400: 2 Embryonen — rechts vermutlich der Synergidenembryo —, zwischen beiden der Rest des Pollenschlauchs, darüber der Zentralkern.
399: Vordere Partie eines Nucellus (transversaler Längsschnitt) mit 2 fast befruchtungsreifen Embryosäcken.

Lebenslauf

Am 19. März 1934 wurde ich als erstes Kind des Beamten Ismail Hakki und seiner Ehefrau Mukaddes Sadik in Nikosia/Zypern geboren.

Von 1940 bis 1946 besuchte ich die Grundschule in Morphou. Danach kam ich an die "English School", die ich im Jahre 1952 mit dem Abitur verließ. Im gleichen Jahr wurde ich im Landwirtschaftsministerium angestellt. Nach Absolvierung einer Praktikantenzeit arbeitete ich in der Versuchsanstalt des Ministeriums. Mein Arbeitsgebiet umfaßte Züchtungsversuche mit Getreide, Baumwolle, Erdnüssen und anderen Ackerpflanzen.

Im Herbst 1957 reiste ich zum Studium an das "Medway College of Technology" nach England, doch mußte ich 1959 wegen Umbesetzungen im Ministerium an meinen Arbeitsplatz zurückkehren.

Mit der Eröffnung einer Zweigstelle des Goethe-Instituts in Nikosia ging mein langgehegter Wunsch, Deutsch zu lernen, in Erfüllung. 1961 nahm ich als Stipendiat der FAO an einem Kursus für Getreidezüchtung in Libanon und einem Spezialkursus für Samenprüfung in Cambridge teil.

Im Sommersemester 1962 konnte ich mit Hilfe eines DAAD-Stipendiums mein Studium in den Fächern Botanik, Zoologie, Geologie und Genetik an der Freien Universität Berlin antreten. Im November 1965 legte ich mit Erfolg das Vordiplom ab.

Meine akademischen Lehrer in Botanik waren die Herren Professoren Eckardt, Hamann, Poelt und Wagenitz (Systematik und Morphologie), Herr Professor Reinert (Physiologie) und Frau Professor Thielke (Mikrobiologie). Zoologie hörte ich vor allem bei den Herren Professoren Günther, Kümmel, Ulrich und Urich, Genetik bei Herrn Professor Lüers und Geologie bei Herrn Professor Richter.

1970 heiratete ich die Doktorandin Renate Nickel. Im April 1971 wurde uns eine Tochter geboren.

Seit dem Wintersemester 1969/70 arbeite ich als studentische Hilfskraft im Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie.

Die vorliegende Dissertation wurde von Herrn Professor Dr. Th. Eckardt angeregt und gefördert.